AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

EXPERIMENTELLE BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER VOGELATMUNG

HABILITATIONSSCHRIFT

EINGEREICHT ZUR

ERLANGUNG DER WÜRDE

EINES

DR. PHIL. HABIL.

AN DER

NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT DER
LUDWIG-MAXIMILIANS-UNIVERSITÄT MÜNCHEN

VON

DR. PHIL. **JOHANNES SCHARNKE**

1938

VERLAGSBUCHHANDLUNG JULIUS SPRINGER IN BERLIN

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus
„Zeitschrift für vergleichende Physiologie“, 25. Band, 4. Heft

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548309_0156

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 548
I. Die Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation 550
1. Untersuchungen am abdominalen Sack 551
2. Untersuchungen an den thorakalen Säcken 559
3. Untersuchungen am interklavikulären Sack 565
4. Übersicht über die Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation . . . 566
II. Der Weg der Atemluft in der Vogellunge 569
1. Die Unzulänglichkeit der modernen Theorien 569
2. Bewegung der Atemluft durch Volumänderung von Lunge und Luftsäcken 573
3. Die Strömung der Atemluft im Lungenparenchym 576
Zusammenfassung 581

Einleitung.

Im 10. Band der „Ergebnisse der Biologie" habe ich eine Übersicht über unser Wissen von der Vogelatmung nach dem Stand von 1934 gegeben und mich dabei mit den Theorien auseinandergesetzt, die zur Erklärung des Atemvorganges aufgestellt worden sind. Trotz der großen Fülle der bereits damals erarbeiteten physiologischen Tatsachen erwies es sich bei kritischer Einstellung als unmöglich, irgendeine der aufgestellten Theorien als bewiesen zu betrachten. Weder die Frage nach der Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation noch diejenige nach dem Weg der Atemluft durch die Vogellunge noch das viel erörterte Problem der Mechanik der Atembewegungen konnte als gelöst angesehen werden. Immerhin ist die damalige Klarstellung der wenig befriedigenden Lage unseres Wissens nicht ohne Erfolg gewesen: es konnte vor allem gezeigt werden, daß die von vielen Zoologen bereits als bewiesen angenommene Brandessche Ventiltheorie (Steuerung der Atemluft durch die Lunge mittels angenommener Ventile, Brandes 1924) mit dem experimentellen Tatsachenmaterial unvereinbar und daher abzulehnen ist. Selbst der eifrigste Verfechter dieser Anschauung, nämlich H. Dotterweich, sah sich in der Folge veranlaßt, die Brandesschen Gedankengänge fallen zu lassen; er ersetzte sie kürzlich (1936) durch eine völlig neue Hypothese (Theorie der aerodynamischen Selbststeuerung der Atemluft). Vorher

hatte noch H. J. Vos (1934) eine letzte Abwandlung der Brandesschen Ventiltheorie gebracht, indem er durch die Annahme einer einzigen Klappe an der Grenze zwischen Vestibulum und Mesobronchus die viel umstrittene Frage nach dem Weg des Ein- und Ausatmungsstromes durch die Lunge zu klären versuchte. Auch sonst ist in der Zwischenzeit mancherlei auf dem Gebiet der Vogelatmung gearbeitet worden. Es gelang K. Zimmer (1935), das schwierige Problem der Atembewegungen des Brustkorbes in Stand und Flug weitgehend zu lösen; auch G. Fraenkel (1934) hat zur Klärung dieser Angelegenheit beigetragen. W. G. Walter (1934) versuchte, der Frage nach dem Wege der Atemluft durch Rußinhalationen näherzukommen und E. v. Saalfeld (1936) unterzog einen Sonderfall der Atmung, nämlich das Hacheln, einer näheren Untersuchung. Auch ich selbst habe meine Versuche über die Beteiligung der Luftsäcke an der Ventilation und über die Durchlüftung der Lungen fortgesetzt, über deren Ergebnisse hier berichtet werden soll; einige der hier gebrachten Tabellen sind in Form einer vorläufigen Mitteilung bereits 1935 veröffentlicht worden. Der Leitgedanke meiner Arbeit war es, lieber in mühevoller experimenteller Kleinarbeit Material zur Klärung der einzelnen Teilfragen zusammenzutragen, als durch schwungvolle Deduktionen oder einprägsame Schematisierungen die Erledigung einer Frage vorzutäuschen, die vielleicht noch mehr als andere Probleme der vergleichenden Physiologie nach nüchternster Beurteilung verlangt.

Einige Bemerkungen über die bisher untersuchten Vogelarten sind hier noch am Platze. Alle vorliegenden Resultate sind aus Gründen der Bequemlichkeit an unserem Hausgeflügel gewonnen worden; auch die im folgenden dargelegten Ergebnisse beziehen sich auf die Haustaube. Die Wahl des Versuchstieres erschien bislang nicht von besonderer Bedeutung, da ja der Bau des Lungen-Luftsackapparates bei fast allen Arten prinzipiell übereinstimmt und somit auch gleichartige physiologische Vorgänge erwartet werden konnten; so schloß man von der Atmung der Taube oder Ente einfach auf die Atmung der Vögel insgesamt. Wieweit diese Verallgemeinerungen richtig sind, läßt sich heute noch nicht übersehen. Es muß auf alle Fälle hervorgehoben werden, daß eine in dieser Arbeit durchgeführte vergleichende Untersuchung bei Taube und Ente hinsichtlich der Luftsackgröße und der damit verbundenen Ventilationsverhältnisse sehr auffallende Verschiedenheiten bei beiden Arten zutage gefördert hat. Fraenkel (1934) fand überdies, daß sich Tauben und Enten hinsichtlich des Zusammenklanges von Atem- und Flugbewegungen unterscheiden. H. J. Vos (1937) machte die Entdeckung, daß bei den Pinguinen Saccobronchien vollkommen fehlen. Neuerdings hat M. Stanislaus einen vom normalen Schema sehr abweichenden Bau der Lunge beim Kolibri beschrieben, der auf ganz besondere Atmungsverhältnisse bei dieser Familie schließen läßt. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird es sich mit dem Lungen-

Luftsackapparat der Vögel nicht anders verhalten wie mit anderen Organsystemen auch. In notwendiger Angleichung an bestimmte Bewegungsformen (z. B. Schwirrflug bei Kolibris, langes Tauchen bei Pinguinen) oder als Korrelation zu besonderen anatomischen Konstruktionen (z. B. den langen Hals vieler Stelzvögel, der eine besonders lange Luftröhre und damit einen übernormal großen schädlichen Raum bedingt) wird der Atmungsapparat auf Sonderleistungen eingestellt sein, die vom anatomisch-physiologischen Grundplan bald nach dieser, bald nach jener Seite hin abweichen. Welche Vogelarten das prinzipielle Schema am reinsten zeigen, ist noch nicht ausgemacht. Ich möchte jedoch annehmen, daß meine bevorzugten Versuchstiere, nämlich die Tauben, weniger abgewandelte Verhältnisse zeigen als die von anderen Autoren gewählten Enten, also Vögel, die einer recht spezialisierten Schwimm- und Tauchvogelgruppe angehören. Auf alle Fälle scheint es mir angebracht, in Spezialuntersuchungen nicht mehr schlechthin die Atmung der Vögel zu behandeln, sondern die Atemverhältnisse bei Tauben, Enten, Singvögeln, Kolibris usw. auseinanderzuhalten. Erst später wird sich dann zeigen, was allgemeingültig oder was nur Eigentümlichkeit einer besonderen Gruppe ist.

Auf eine einleitende Übersicht über den Bauplan der Lunge sowie die Anordnung und Bezeichnung der einzelnen Bronchensysteme soll hier verzichtet werden; eine Übersicht über diese Verhältnisse befindet sich in meiner früheren zusammenfassenden Arbeit[1].

Zur Feststellung der Zusammensetzung des Gasgemisches in den Luftsäcken diente mir der Mikro-Analyseapparat von A. Krogh mit einer Verbesserung, die W. Jacobs in dieser Zeitschrift, Bd. 20, S. 679, beschrieben hat (Füllung der Glasglocke mit Quecksilber an Stelle sauren Wassers). Wenn es sich darum handelte, Atemvolumina zu messen, benutzte ich entweder eine geeichte Gasuhr (kleiner Schnellzähler für 1 Liter von Elster & Co., Berlin) oder einen Spirometer, dessen Schwankungen durch Hebelübertragung auf ein Schleifenkymographion aufgeschrieben wurden.

I. Die Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation.

Schon die ersten Untersucher, die sich mit der Frage der Vogelatmung befaßten, machten die Erfahrung, daß die experimentelle Ausschaltung der Säcke zu einer Erschwerung der Atmung führte, auch wenn die sonstigen operativen Folgen von dem Versuchstier gut überwunden waren. Diese Feststellung führte zunächst zu der Ansicht, daß sich der Gasaustausch zum guten Teil in den Luftsäcken abspiele, jedoch wurde diese irrtümliche Meinung bald wieder verlassen. Es gehört seitdem zu den wenigen unbestrittenen Tatsachen in der Atmungsphysiologie der Vögel, daß die Luftsäcke an der Beförderung der Atemluft Anteil haben. Sehr umstritten ist es dagegen, *wie* der kompliziert gebaute Luftsackapparat seiner ventilatorischen Aufgabe nachkommt

[1] Scharnke, Hans: Erg. Biol. **10**, 177f. (1934).

und welche Rolle seinen einzelnen Abschnitten dabei zufällt. In diesem Zusammenhang handelt es sich vor allem darum, festzustellen,

ob die 4 Luftsackpaare (das 5. Paar, nämlich die zervikalen Säcke, kommt hier seiner Kleinheit wegen nicht in Betracht) unablässig an der Ventilation mitarbeiten oder ob sie oder einige von ihnen zeitweilig an der Durchlüftung des Atemapparates unbeteiligt sind,

ob die Luftsäcke alle in gleicher Weise und mit gleicher Wirkung an der Ventilation teilhaben oder ob einige von ihnen, wie es manche Theorien annehmen, lediglich als Frischluftpumpen fungieren, während andere die Beförderung der verbrauchten Luft übernehmen,

ob die Aufgabe der Luftsäcke lediglich in der Beförderung der Atemluft besteht oder ob sie noch in anderer Weise die Atmung unterstützen,

ob die Bewegung der Atemluft lediglich durch Volumänderungen der Luftsäcke oder auch durch solche der Lunge bedingt wird.

Die Hoffnung, diese Fragen mit der einfachen Methode der Analysierung des Gasgemisches in den Luftsäcken zu beantworten, hat sich nicht erfüllt. Die gefundenen Werte, die zum Teil eine erhebliche Variationsbreite aufweisen, geben keine eindeutige Auskunft und sind von verschiedenen Theorien als Stütze beansprucht worden. Ein besonderer Mangel der gasanalytischen Methode bestand darin, daß keiner der früheren Untersucher, auch nicht der Verfasser, dem physiologischen und psychologischen Zustand des Versuchstieres bei der Entnahme der Gasprobe genügend Beachtung schenkten, obgleich gerade davon die Atmungsgröße des Tieres wesentlich abhängt. Dieser Mangel ist in der vorliegenden Untersuchung abgestellt worden. Es stellte sich heraus, daß enge Beziehungen zwischen der Ventilationsgröße und dem Gasgehalt der Luftsäcke bestehen; die nähere Untersuchung dieser Verhältnisse führte zur Feststellung bestimmter Regeln, die zusammen mit anderen neuen Befunden eine weitgehende Beantwortung der oben dargelegten Fragen erlauben.

1. Untersuchungen am abdominalen Sack.

Bei meinen früheren Untersuchungen über die Zusammensetzung des Gasgemisches in den Luftsäcken der Tauben hatte ich lediglich darauf geachtet, keine besonders erregten und anomal schnell atmenden Tiere zu verwenden. Der aus seinem Käfig genommene Vogel wurde auf den Versuchstisch gesetzt und dort so lange in sitzender Stellung von der Hand eines Mitarbeiters gehalten, bis er sich in sein Los gefügt hatte und, völlig beruhigt, keinen Fluchtversuch mehr machte. Dann wurde die Injektionsnadel an der vorher präparierten Stelle eingestochen und die Gasprobe entnommen, ohne daß die Ventilationsgröße des Tieres in diesem Augenblick näher festgestellt wurde. Die auf diese Methode im abdominalen Sack gefundenen CO_2-Werte, die auf mehr als

ein halbes Hundert Gasproben zurückgehen, sind in Abb. 1 in ein Koordinatensystem eingetragen; zum Vergleich wurden die entsprechenden Werte für die Ente eingezeichnet. Diese Kurven lehren folgendes: 1. Am häufigsten trifft man bei der Taube Werte zwischen 2,5%—4,0% CO_2 sowie zwischen 4,5% und 5% CO_2. Werte zwischen 4,0% und 4,5% sind selten, daher weist die Kurve einen zweigipfligen Verlauf auf; auch Prozentzahlen unter 2,5% und über 5,0% gehören zu den Ausnahmen. 2. Ein beträchtlicher Teil der bei der Taube festgestellten Werte liegt über der für die Ente geltenden Höchstgrenze; der Kurvenverlauf bei der Ente ist nicht zweigipflig. Diese beiden Feststellungen bildeten den Ausgangspunkt für die folgenden Untersuchungen. Zunächst war es notwendig, die Frage zu beantworten, *warum* bei den Tauben der abdominale Sack manchmal mehr, manchmal weniger Kohlendioxyd enthält. Da es sich der ganzen Sachlage nach nicht um zufällige Verschiedenheiten handeln konnte, war mein Streben zunächst darauf gerichtet, die Ursachen für diese verschiedenen Werte aufzudecken und möglichst eine Methode zu finden, die es in das Belieben des Experimentators stellt, in seinem Versuchstier bald hohe, bald niedrige CO_2-Konzentrationen auftreten zu lassen. Die Möglichkeit dazu ist — wie es sich im Laufe der Untersuchungen herausstellte — durchaus gegeben, und zwar liegt sie in der Regulierung der Ventilationsgröße der Versuchstiere.

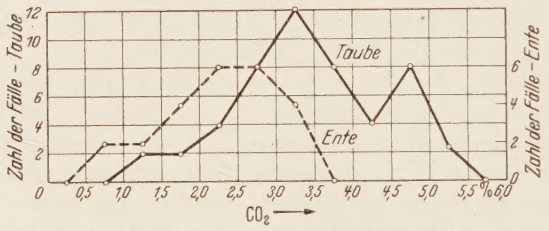

Abb. 1. Variationsbreite der CO_2-Werte im abdominalen Luftsack bei Tauben (55 Analysen) und bei Enten (24 Analysen).

Den ersten Anlaß zu der Vermutung, daß der Gasgehalt der Säcke überhaupt von der Ventilationsgröße abhängig sei, gaben Gelegenheitsbeobachtungen an „hustenden" Tauben. Solche Hustenreize können auftreten, wenn irgendein Fremdkörper, z. B. ein eingespritzter Quecksilbertropfen, Blut oder irgend etwas anderes in die Säcke gelangt. Es zeigt sich (Tabelle 1), daß in solchen Fällen entweder auffallend niedrige CO_2-Werte auftreten — dann ist der Luftsack mehr als normal durchlüftet worden — oder es treten hohe CO_2- und gleichzeitig abnorm niedrige O_2-Werte auf, offenbar weil irgendwelche Bahnen verstopft sind. Ohne diesen pathologischen Erscheinungen besonderen Wert beizumessen, konnte doch aus ihnen die Anregung geschöpft werden, die Bedeutung der Ventilationsgröße für die Zusammensetzung des Gasgemisches in den Luftsäcken eingehender zu untersuchen.

Es mußte also zuerst die Aufgabe gelöst werden, geeignete Methoden ausfindig zu machen, um die Ventilationsgröße der Tauben nach Belieben

zu erhöhen und zu senken. Eine Steigerung der Atmungsgröße ist ohne Schwierigkeiten zu erreichen, da jede körperliche Anstrengung, jede psychische Erregung und vor allem jede Störung des normalen Wärmehaushaltes zu dem gewünschten Ziele führt. Dagegen gelang es erst nach einer Reihe mißglückter Vorversuche, die zur Herabsetzung der Ventilation geeigneten Maßnahmen zu finden, deren Ergebnisse hier zuerst dargestellt werden sollen.

Tabelle 1. Extreme CO_2- und O_2-Werte in den Luftsäcken bei Hustenreiz, hervorgerufen durch Einspritzung von neutralem Vaselinöl.

	Luftsack	Vor der Einspritzung		Bei Hustenreiz	
		CO_2	O_2	CO_2	O_2
I	abdominaler	3,1	16,1	1,2	20,2
II	„	—	—	1,9	19,0
III	präthorakaler	5,0	15,6	0,80	20,0
IV	abdominaler	2,0	18,3	4,1	13,0
V	„	—	—	5,0	11,4

Herabsetzung der Ventilationsgröße. Die beiden Wege, die hier gegangen werden können, bestehen in der Ausschaltung des schädlichen Raumes und in der Methode der Sauerstoffeinatmung. Der Bau des Atemapparates der Vögel bringt es mit sich, daß man den schädlichen Raum unschwer experimentell ausschalten kann. Zu diesem Zweck braucht man dem Tier lediglich eine Gesichtsmaske mit Einatmungsventil[1] aufzusetzen und den Ausatmungsstrom durch ein Exspirationsventil am interklavikulären Sack austreten zu lassen. Unter solchen Versuchsbedingungen tritt die Luft also durch die Trachea lediglich ein, durchströmt dann die Lungen und verläßt sie wieder auf anderem Wege, nämlich durch das Loch im interklavikulären Sack; die Luftröhre muß daher stets mit Frischluft erfüllt und der schädliche Raum ausgeschaltet sein. Als Erfolg dieser Maßnahmen sinkt nach kurzer Zeit die Ventilationsgröße stark ab (Tabelle 2), und es treten gleichzeitig hohe, teils sehr hohe CO_2-Werte in den hinteren Luftsäcken auf.

Tabelle 2. CO_2-Gehalt der abdominalen Säcke nach Ausschaltung des schädlichen Raumes.

	Verminderung der Ventilation %	Dauer des Versuches Min.	CO_2 %	Bemerkungen
I	um 52	10	4,13	
II	„ 62	10	4,27	
III	„ 42	10	7,25	
IV	„ 75	13	5,0	
V	„ 45	10	5,0	
VI	„ 51	10	3,7	Tier kurz vor und bei der Gasentnahme sehr erregt
VII	„ 64	9	5,5	

[1] Für solche Zwecke ist es am zweckmäßigsten, die aus einem Gummifinger verfertigte Kopfmaske mit Müllerschen Ventilen zu verbinden.

Die andere Versuchsanordnung, bei der man ausnahmslos hohe CO_2-Werte in den Luftsäcken findet, besteht darin, daß man die Tauben Sauerstoff einatmen läßt. Bei den ersten Experimenten dieser Art ging ich so vor, daß ich dem Versuchstier eine Kopfmaske aufsetzte, die zwei Ventile trug. Das Inspirationsventil war mit einem Spirometer, das Exspirationsventil mit einer Gasuhr verbunden. Im Vorversuch wurde zunächst das Spirometer mit Luft gefüllt und so die Ventilationsgröße bei Versuchsbeginn festgestellt. Dann wurde die Luft im Spirometer durch Sauerstoff ersetzt und erneut die Ventilationsgröße unter diesen Verhältnissen gemessen. Als Resultat von 5 Versuchen ergab sich eine Abnahme der Menge der Atemluft um 19 bis 53%, gleichzeitig ein deutliches Steigen der CO_2-Werte im abdominalen Sack. Wenn auch die Erhöhung des CO_2-Gehaltes des abdominalen Luftsackes nicht in mathematischer Abhängigkeit von der Verminderung des Minutenvolumens verläuft, so sind die Beziehungen zwischen beiden Erscheinungen doch überaus deutlich.

Tabelle 3. CO_2-Gehalt der abdominalen Luftsäcke in Abhängigkeit von der Ventilationsgröße (O_2-Einatmung durch Kopfmaske).

	I. Normale Atmung			II. Einatmung von Sauerstoff				
	Minutenvolumen ccm	Atemfrequenz Min.	CO_2 %	Minutenvolumen ccm	Minutenvolumen Abnahme %	Atemfrequenz	CO_2 %	Bemerkungen
I	225	27	3,0	175	22	34	4,5	
Ia	225	27	3,0	120	53	24	4,1	
II	185	28	2,7	150	19	—	3,8	Tier aufgeregt
III	120	24	4,5	95	21	23	5,3	In Urethannarkose
IV	240	26	3,1	190	22	23	4,6	

Bei diesen Versuchen ist aber zu bedenken, daß das Tragen einer Maske ein Tier stets beunruhigt und daß unter solchen Bedingungen daher die Ventilation nie in dem Maße absinken kann, wie es der Fall wäre, wenn das Tier unbelästigt von einer Maske Sauerstoff atmen würde. Um eine höchstmögliche Senkung der Ventilationsgröße zu erzielen, bin ich in den weiteren Versuchen dazu übergegangen, ohne Maske zu arbeiten, wobei freilich auch die Möglichkeit wegfiel, die Atmungsgröße des Tieres zu messen.

Es wurde in einem kleinen Holzblock eine Höhlung so ausgebohrt, daß eine Taube, vor den Holzblock gesetzt, bequem mit ihrem Kopf darin Platz hatte. Das Innere des ausgebohrten Loches stand durch eine Leitung aus Glasrohr und Gummischlauch mit einer Sauerstoffbombe in Verbindung, die beim Versuch so geöffnet wurde, daß der O_2-Strom eben gerade noch spürbar war. In die so mit Sauerstoff erfüllte Bohrung wurde dann eine Taube mit ihrem Kopf hineingesteckt. Die Höhlung war weit genug, um auch rechts und links und über und unter dem Kopf den Sauerstoffstrom nach Belieben austreten zu lassen, so daß also keinerlei Stauung um den Kopf des Versuchstieres entstand. So war ich sicher, daß das Versuchstier reinen Sauerstoff oder zu mindesten eine sehr stark mit Sauerstoff

angereicherte Luft atmete, wobei es seine Ventilationsgröße höchstwahrscheinlich noch mehr senkte, als wenn es dabei eine Maske getragen hätte. Diese Versuchsanordnung wurde von Vos übernommen, der sie in dieser Zeitschrift, Bd. 21, S. 562 abgebildet hat.

Das Resultat solcher Experimente gibt Tabelle 4 wieder. Es treten unter so günstigen Atembedingungen sehr hohe CO_2-Werte auf, die bis 6,8% ansteigen — also Werte, wie sie unter normalen Versuchsbedingungen nicht gefunden werden. Wenn man nach einiger Zeit die Sauerstoffzufuhr abstellt und die Tiere bei normaler Luft hält, tritt dann langsam eine Senkung der CO_2-Werte ein, bis wieder normal hohe Konzentrationen erreicht sind.

Tabelle 4. CO_2-Gehalt der abdominalen Säcke nach O_2-Atmung. (Vereinfachte Methode.)

Dauer der O_2-Atmung in Min.	CO_2 %	O_2 %	Wieder Normalluft während Min.	CO_2 %
5	3,6	88,2		
8	3,9	—		
9	5,0	91,1		
10	5,6	—	10	4,5
12	5,1	—		
13	6,3	—		
15	4,7	—	30	4,0
15	5,1	—		
30	5,2	94,6		
30	6,0	—	30	5,2
30	6,8	—	30	4,7

Wenn auch bei den soeben geschilderten Versuchsreihen künstliche Eingriffe in die normalen Atemverhältnisse vorgenommen worden waren, so steht es doch außerhalb jeden Zweifels, daß hohe CO_2-Werte in den Luftsäcken auch unter ganz normalen Bedingungen auftreten. Das geht schon aus der in Abb. 1 dargestellten zweigipfligen CO_2-Kurve hervor; noch deutlicher aber zeigt es sich in den Ergebnissen der Analysen von Gasproben, die nächtlicherweile ganz überraschend an ruhenden Tauben entnommen wurden. Eigene Versuche (Scharnke 1932) hatten mich früher gelehrt, daß der Stoffwechsel der Tauben vom späten Abend an die ganze Nacht hindurch durchschnittlich um 25% geringer ist als bei Tage. Die Ventilationsgröße kann zwar an schlafenden Tieren nicht gemessen werden, wahrscheinlich ist sie aber noch geringer als im Ruhezustand bei Tage. Um den Gasgehalt der abdominalen Säcke in der Periode geringster Lebenstätigkeit kennenzulernen, hielt ich Tauben in besonders kleinen Käfigen, aus denen sie schnell und ohne großes Flattern herausgenommen werden konnten. Auf Zehenspitzen näherte ich mich nachts oder am späten Abend mit einem Gehilfen dem Stall; überraschend wurde die Tür geöffnet und das Licht eingeschaltet, das Versuchstier sehr rasch aus dem Käfig genommen und die Gasentnahme durchgeführt; das Ganze dauerte nur wenige (5—10) Sekunden.

Unter 10 Versuchen (Tabelle 5) befanden sich 9 hohe CO_2-Werte, 2 davon waren höher als ich sie je unter normalen Bedingungen gefunden habe — ein Zeichen dafür, daß tatsächlich nächtlicherweile ein hoher Kohlensäuregehalt den Normalzustand darstellt. Ein einziger niedriger

Wert (3,1% CO_2) läßt sich zwanglos dadurch erklären, daß das betreffende Tier die nächtlichen Besucher doch frühzeitig gemerkt hatte oder daß es sonst aus irgendeinem Grunde sich nicht im Zustand vollkommener psychischer und physischer Ruhe befand.

Tabelle 5. Zusammensetzung von 10 nächtlicherweile entnommenen Gasproben.

CO_2%	O_2%	CO_2%	O_2%
5,1	15,9	6,3	14,2
4,0	16,1	5,1	15,1
5,5	14,3	5,0	15,0
3,1	17,2	4,8	14,6
4,4	17,1	4,2	15,8

Zunahme der Ventilationsgröße. Die bisherigen Versuche könnten den Eindruck erwecken, als ob nur bei ausgesprochenen Ruhezuständen die Ventilation so gering wäre, daß hohe CO_2-Konzentrationen in den abdominalen Säcken auftreten könnten. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Um den Gasgehalt der Luftsäcke bei einem geringen Grad körperlicher Leistung, also bei wenig gesteigerter Ventilation, kennenzulernen, ließ ich einige Versuchstauben 3—4 Min. lang unter den zusammengestellten Tischen meines Laboratoriums herumtrippeln. Wenn sie dabei allzu lange Pausen einschalteten und sich still in einer Ecke zu verbergen suchten, wurden sie in aller Milde durch vorsichtiges Berühren mit einem Glasstab zum Weiterlaufen veranlaßt. Die Werte, die ich bei solchen Tauben fand, sind in Tabelle 6 wiedergegeben.

Es treten hohe und niedrige Kohlensäurewerte durcheinander auf, was sicherlich daraus zu erklären ist, daß sich die Versuchstiere in einem verschieden hohen Grade psychischer Erregung befanden und sicher auch beim Herumlaufen verschieden große körperliche Leistungen durchführten. Daß aber überhaupt hohe CO_2-Werte auftreten können, ist ein sicheres Zeichen dafür, daß auch bei geringer körperlicher Arbeit die Ventilationsgröße nicht in dem Maße erhöht wird, daß unbedingt reichlich Frischluft in die abdominalen Säcke eintreten müßte. Das Auftreten hoher CO_2-Werte bedeutet also nicht ein Minimum der Ventilation; normalerweise treten sie auch bei Ventilationsgraden auf, wie sie mit geringen Graden körperlicher Leistung verbunden sind.

Tabelle 6. Gasgehalt der abdominalen Säcke nach ruhigem Umherlaufen.

CO_2%	O_2%	CO_2%	O_2%
4,3	13,7	5,1	11,7
2,9	—	4,3	16,7
2,7	19,0	4,7	—
4,6	16,2	3,1	17,0

Bei stärkeren körperlichen Anstrengungen und dementsprechend zunehmender Ventilation treten dagegen *stets* niedrige CO_2-Werte auf. Als Beispiel dafür sei die Zusammensetzung des Gasgemisches in den Luftsäcken von Tauben wiedergegeben, die 1—2 Min. lang, an ihren Füßen festgehalten und in die Luft gehoben, mit kräftigen Flügelschlägen geflattert hatten. In 6 Versuchen fand ich folgende Werte:

CO_2%:	2,7	2,7	2,1	3,0	2,9	2,4
O_2%:	17,8	17,9	18,0	—	17,3	18,3

Daß auch psychische Erregung allein die Durchlüftung so zu erhöhen vermag, daß Frischluft in die hinteren Säcke eindringt, geht mit aller Deutlichkeit aus der anfänglich gezeichneten Kurve hervor, handelt es sich doch in diesem Falle um Tauben, die, von der Hand eines Gehilfen gehalten, ohne nennenswerte körperliche Leistung auf dem Versuchstisch saßen. Wenn ein anderer Teil der Tiere unter solchen Umständen ein kohlensäurereiches Gasgemenge in seinen Luftsäcken hatte, so ist das am einfachsten wohl dadurch zu erklären, daß die Tauben in verschiedenem Maße durch die ihnen fremde Umgebung und Behandlung erregt waren.

In aller Kürze seien hier noch die Ergebnisse mitgeteilt, die ich bei anderen Versuchen mit dem Ziel der Erhöhung der Ventilationsgröße fand. Durch Einsetzen in einen Thermostaten von etwa 50° läßt sich „Hachel-Atmung" erzeugen — eine vornehmlich der Abkühlung des Körpers dienende Notatmung mit starker Steigerung der Ventilation (Näheres darüber s. S. 563). Bei hachelnden Tieren fand ich in 5 Versuchen folgende CO_2-Werte im abdominalen Sack: 3,1 — 2,8 — 2,1 — 2,3 — 2,3%. Eine Steigerung des Stoffwechsels und damit der Ventilation läßt sich auch erreichen, wenn man künstlich die Körpertemperatur des Tieres senkt; unter solchen Bedingungen fand ich 1,9 — 2,4 — 2,3% CO_2. Im einzelnen läßt sich hier nicht entscheiden, ob die niedrigen CO_2-Werte auf physiologische Notwendigkeiten zurückgehen oder schon durch die psychische Erregung allein bedingt sind; die uns hier interessierende Tatsache der Erhöhung der Ventilation liegt sicherlich vor. Von Bedeutung sind die hier kurz erwähnten künstlichen Störungen des normalen Wärmehaushaltes nur für die Kenntnis des Verhaltens der thorakalen und interklavikulären Säcke; sie werden in diesem Zusammenhang näher besprochen werden.

Abschließend läßt sich über die Beziehungen zwischen Gasgehalt der abdominalen Luftsäcke und Ventilation aus den angeführten Versuchen folgendes schließen. Im Zustand geringster Atemgröße und bei mäßig gesteigerter Ventilation tritt bei Tauben entweder keine atmosphärische Luft in die abdominalen Säcke ein oder nur in so geringer Menge, daß sich kein hoher CO_2-Spiegel halten kann. Eine Erhöhung der Ventilation, wie sie mit starken psychischen Erregungen oder mit anstrengenderer körperlicher Leistung verbunden ist, führt zu reichlicher Aufnahme von Frischluft, was durch das Erscheinen niedriger CO_2-Werte angezeigt wird. Würde man diese Verhältnisse graphisch darstellen, so würden sich an Stelle der oben gezeichneten zweigipfligen Kurve zwei getrennte Kurven als Ausdruck eines verschiedenen physiologischen Verhaltens ergeben.

Vergleich zwischen Tauben und Enten. Es bleibt noch übrig, auf den merkwürdigen Unterschied in der Zusammensetzung des Gasgemisches im abdominalen Luftsack zwischen Tauben und Enten einzugehen und

nach einer Erklärung für das Fehlen hoher CO_2-Werte bei der Ente zu fahnden. Vom atmungstechnischen Standpunkt aus bestehen zwischen beiden Arten beträchtliche Unterschiede, die wir messend erfassen können:

a) im Verhältnis der in der Zeiteinheit zu befördernden Atemluft zur Größe der abdominalen Säcke,

b) im Verhältnis der Größe des schädlichen Raumes zur Größe eines Atemzuges.

Gehen wir vom Minutenvolumen als dem Ausdruck eines grundlegenden physiologischen Bedürfnisses des Organismus für die Erhaltung des Stoffwechsels aus. Die Taube atmet in der Minute durchschnittlich 30mal, jeder Atemzug beträgt etwa 4,5 ccm, das Minutenvolumen ist also 135 ccm. Die Ente, die in der Minute durchschnittlich 13mal atmet und deren Atemzug jeweils etwa 38 ccm fördert, hat ein Minutenvolumen von rund 500 ccm. Das Fassungsvermögen der beiden abdominalen Säcke beträgt nun bei der Taube[1] etwa 20 ccm, bei der Ente rund 150 ccm; das Verhältnis von Luftsackgröße zu Minutenvolumen ist also bei dem großen Vogel sehr viel günstiger. Es beträgt bei der Ente etwa 1 : 3, bei der Taube 1 : 7. Wenn wir annehmen, daß die Mitarbeit der Luftsäcke an der Ventilation bei beiden Arten annähernd gleich ist, so muß der relativ kleine Luftsack bei der Taube bedeutend öfter kontrahiert werden als der große Luftsack einer Ente, um den ihm zukommenden Anteil an der Atemluft in Bewegung zu setzen. Wenn nun die Atmung bei Tauben unter günstigen Umständen ruhiger und ruhiger wird, so verringert sich nicht nur die Atemzahl, sondern es nimmt auch die Atemtiefe ab. (Ich verweise hier auf die Tabelle 14 der Arbeit von Plantefol und Scharnke 1934, S. 133, aus der deutlich herauszulesen ist, daß bei Verringerung der Ventilation sowohl Atemtiefe wie Atemhäufigkeit verändert werden.) Da die Luftmenge, die ein abdominaler Sack bei der Taube bei jeder Respiration abgibt und aufnimmt, an sich schon sehr gering ist, verglichen mit dem entsprechenden Wert bei der Ente, so kann bei starkem Absinken der Atmung offenbar leicht der Zustand erreicht werden, wo überhaupt kaum Frischluft mehr in den Sack eindringt, sondern praktisch nur ein Anteil des schädlichen Raumes hin und her geschoben wird. Bei der Ente ist das offenbar nicht möglich, da hier auch im Ruhezustand die Tiefe jedes Atemzuges so groß ist, daß stets Frischluft aufgenommen wird.

Dazu kommt noch die relativ bedeutende Größe des schädlichen Raumes bei der Taube. Bei Füllung der Trachea mit Wasser (Quecksilber ist seiner Schwere wegen nicht dazu geeignet) fand ich folgende Werte: 0,92 — 0,95 — 0,91 ccm, also rund 1 ccm. Das Verhältnis der Größe des schädlichen Raumes zu einem Atemzug ist also etwa 1 : 5.

[1] Gemessen an einem Metallausguß mit Woodscher Legierung.

Für die Ente konstatierte Vos dagegen ein Verhältnis wie 1 : 10. Die Taube ist also auch in dieser Hinsicht doppelt so schlecht gestellt wie die Ente und offenbar mehr als diese Art zu hohen CO_2-Werten in den Luftsäcken disponiert.

2. Untersuchungen an den thorakalen Säcken.

Ihrer Lage nach werden die thorakalen Luftsäcke, die unter der Ventralfläche der Lunge hinziehen, in die hinteren postthorakalen und die vorderen präthorakalen Säcke gegliedert. Für Tauben war bisher nur der Gasgehalt der präthorakalen Luftsäcke bekannt (Scharnke 1934). Analysen für die postthorakalen Säcke lagen deswegen nicht vor, weil es technisch recht schwierig ist, mit der Injektionsnadel diese winzigen Luftsäcke zu erreichen, die zwischen Lunge, präthorakalen und abdominalen Luftsäcken eingebettet sind. Jedoch läßt sich auch diese Schwierigkeit überwinden, wenn man in der Nähe des Gelenkkopfes für den Oberschenkel die Nadel etwa 1 cm tief mit leichter Wendung nach innen einführt; freilich ist es anzuraten, nach Entnahme der Gasprobe jedesmal einen kleinen Tropfen Quecksilber in den Sack fallen zu lassen, um sich dann durch die Sektion zu überzeugen, daß man nicht versehentlich in einen anderen Sack geraten ist. Die Besprechung der von mir an den thorakalen Säcken erhobenen Befunde sei wiederum mit einem Vergleich zwischen Ente und Taube eingeleitet.

Vergleich zwischen Enten und Tauben. Die präthorakalen Säcke gehören bei beiden Vogelarten zum System der CO_2-reichen Säcke. Die Variationsbreite und die Mittelwerte sind folgende:

	Variationsbreite	Mittelwert
Taube CO_2	3,6— 6,3%	4,8% (19 Analysen)
Ente[1] CO_2	4,4— 5,9%	5,1% (6 „)
Taube O_2	13,2—18,0	15,0% (18 „)
Ente[1] O_2	13,8—15,9%	14,9% (6 „)

Im Gegensatz dazu ist es äußerst auffallend, daß die postthorakalen Säcke bei beiden Arten ein sehr verschiedenes Verhalten zeigen: bei der Ente sind sie stets CO_2-arm, bei der Taube gehören sie zu den kohlensäurereichen Luftsäcken (Tabelle 7).

Des Rätsels Lösung ergibt sich, wenn man die außerordentlichen Verschiedenheiten in der Größenausbildung der einzelnen Säcke bei beiden Arten berücksichtigt (Tabelle 8). Bei der Taube

Tabelle 7. Zusammensetzung des Gasgemisches in den postthorakalen Luftsäcken.

Taube		Ente (nach Vos 1934)	
CO_2	O_2	CO_2	O_2
4,4	15,8	2,9	17,4
4,1	16,0	2,9	17,6
4,7	15,9	2,7	17,9
4,0	16,1	2,3	18,1
5,1	15,2	2,4	18,0
5,2	15,7	3,3	17,3
3,7	17,4		
6,1	14,3		

[1] Werte aus der Arbeit von Vos (1.934)

sind die postthorakalen Säcke winzig klein, kleiner noch als die präthorakalen Säcke. Bei der Ente sind die postthorakalen Säcke mehr als doppelt so groß als die präthorakalen.

Je größer ein Sack ist, um so bedeutender wird auch die Menge der bei jedem Atemzug gewechselten Gasmenge sein; ist er dagegen sehr klein, so wird er auch bei extremster Ausdehnung seinen Rauminhalt nicht so vergrößern können, daß über seinen von ihm aufgenommenen Anteil am schädlichen Raum hinaus noch Frischluft in ihn eindringt. Dieser Fall ist offenbar bei den kleinen postthorakalen Säcken der Taube verwirklicht. Bei der Ente dagegen sind sie so groß, daß sie eben ihres bedeutenden Rauminhaltes wegen als Frischluftpumpen fungieren können.

Tabelle 8. Rauminhalt der Luftsäcke bei Ente und Taube in Kubikzentimetern.

Luftsack	Taube		Ente	
	links	rechts	links	rechts
Postthorakaler	1,4	2,2	27	30
Präthorakaler	2,8	3,1	11	13
Abdominaler	10,1	9,8	65	80

Experimentelle Untersuchungen über die Teilnahme der postthorakalen Säcke an der Ventilation habe ich bei Tauben nicht durchgeführt, da sie schon ihrer geringen Größe wegen keine bedeutende Rolle für die Beförderung der Atemluft spielen können. Für die Ente hat Vos (1934) nachgewiesen, daß sie bei dieser Art genau so wichtig als Frischluftpumpen sind wie die abdominalen Säcke.

Der Einfluß der O_2-Atmung auf die präthorakalen Säcke. Die hier zu besprechenden Versuchsreihen sind durchgeführt worden, um zu entscheiden, ob und in welchem Grade die präthorakalen Luftsäcke der Tauben trotz ihres hohen CO_2-Gehaltes an der Ventilation beteiligt sind. Das Ergebnis der experimentellen Untersuchungen zeigt deutlich, daß dies der Fall ist.

Unter günstigen Atembedingungen nimmt der an sich schon hohe CO_2-Gehalt der präthorakalen Luftsäcke noch erheblich zu. Hat eine Taube mehrere Minuten hindurch Sauerstoff eingeatmet, so kann man gewiß sein, sehr hohe CO_2-Werte in den präthorakalen Luftsäcken anzutreffen. Bei 4 Versuchen erhielt ich folgende Werte:

nach 7 Minuten 7,3% CO_2
„ 8 „ 7,6% CO_2
„ 10 „ 7,1% CO_2
„ 12 „ 7,8% CO_2

Neben dieser Art von Sauerstoffatmung über mehrere Minuten habe ich noch Experimente mit plötzlicher, kurz dauernder O_2-Atmung durchgeführt, um festzustellen, ob und wie schnell sich eine Änderung der Atemluft in der Zusammensetzung des Gasgemisches nachweisen läßt.

Dem Vorgang von Vos folgend (Vos 1934, auf S. 562 findet sich eine Abbildung der hier beschriebenen Versuchsanordnung), ließ ich zunächst Tauben, deren Kopf

in dem auf S. 554 beschriebenen ausgebohrten Holzblock steckte, normale Luft einatmen. Ein Stagnieren der Luft und damit eine CO_2-Anreicherung um den Kopf der Taube wurde dadurch verhindert, daß der Holzblock durch Glasrohr und Schlauch mit einer Wasserstrahlpumpe in Verbindung gesetzt wurde, so daß eine stete Erneuerung der Luft stattfand. Hatte sich das Tier in diese Situation eingewöhnt, so wurde mittels eines Dreiweghahnes die Verbindung mit der Wasserstrahlpumpe unterbrochen; dafür strömte unter leichtem Druck Sauerstoff aus einer Bombe um den Kopf des Tieres. Nach Beginn der Sauerstoffatmung wurde so schnell wie möglich, nach wenigen Sekunden, eine Gasprobe den präthorakalen Säcken entnommen.

Das Ergebnis zeigt Tabelle 9, zum Vergleich sind auch zwei Ergebnisse, die auf die abdominalen Säcke Bezug haben, mit angeführt. Schon nach wenigen Atemzügen beginnen sich die Säcke mit Sauerstoff zu füllen — ein Hinweis darauf, daß sie an der Ventilation teilhaben und bei jedem Atemzug Luft aufnehmen und abgeben.

Tabelle 9. Das Eindringen von O_2 in den präthorakalen Sack bei plötzlicher O_2-Atmung.

	Sack	Ersatz der Luft durch O_2 nach Min.	Zeit bis zur Gasentnahme Sek.	Atemzüge bis zur Gasentnahme	CO_2 %	O_2 %
I	präthorakaler	8	30	25	4,5	89,9
II	„	6	40	25	4,7	77,0
III	„	6	30	20	5,4	69,9
IV	„	10	8	5— 6	5,0	33,6
V	„	8	12	8—10	4,4	58,9
VI	abdominaler	8	75	125	3,3	92,9
VII	„	6	60	etwa 40	3,7	84,1

Erhöhung der Ventilation. Wie verhält sich nun der Gasgehalt der präthorakalen Säcke bei verstärkter Ventilation, tritt auch hier eine Umschaltung von hohen auf niedrige CO_2-Werte ein, wie sie für die abdominalen Säcke charakteristisch ist? Dazu liegen folgende Versuchsergebnisse vor.

Eine Steigerung der Atemgröße, wie sie mit dem bereits oben erwähnten kräftigen Flattern (etwa 100 Flügelschläge in 1—2 Minuten) verbunden ist, spiegelt sich in gar keiner Weise im Gasgehalt der präthorakalen Säcke wieder. Ich fand nach solchen Flügelübungen in 5 Versuchen folgende Werte:

CO_2 %:	4,4	4,7	5,3	5,0	4,8
O_2 %:	15,8	16,3	14,3	16,0	15,4

Auch eine Erhöhung der Ventilation, wie man sie durch künstliche Auskühlung des Tierkörpers erzeugen kann, bringt keine Änderung des normalen Gasgehaltes mit sich. Bei der hier beschriebenen Versuchsreihe wurde von folgender Überlegung ausgegangen. Eine Mischung aus Wasser und Galle besitzt eine geringere Oberflächenspannung als reines Wasser. Setzt man eine Taube in ein mit dieser Flüssigkeit gefülltes Gefäß, so wird die Luft von der Wasser-Galle-Mischung aus dem

Gefieder verdrängt und die Haut des Tieres benetzt. Um dem dadurch verursachten Temperaturrückgang zu steuern, erhöht der Vogel seine Ventilationsgröße und zwar, wie einige Messungen sofort nach Herausnahme aus dem Gallenbad zeigten, um durchschnittlich 30—40%. Das Ergebnis solcher Versuche zeigt Tabelle 10. Lediglich die abdominalen Luftsäcke weisen bei dieser verstärkten Ventilation niedrige CO_2-Werte auf, die präthorakalen dagegen behalten ihre normalen hohen Werte bei, das gleiche gilt für den interklavikulären Sack (Tabelle 10).

Tabelle 10. CO_2-Gehalt der Luftsäcke nach Körperauskühlung im Gallebad.

	Dauer des Gallebades Min.	Temperatur des Bades	Sack	CO_2 %	Körpertemperatur
I	8	19°	präthorakaler	5,4	38,3°
II	10	20°	„	5,4	39,0°
III	11	22°	„	5,3	36,2°
IV	8	15°	abdominaler	1,9	34,9°
V	10	20°	„	2,4	37,0°
VI	10	8—10°	„	2,3	34,5°
VII	15	8—10°	interklavikulärer	4,3	—
VIII	10	20°	„	4,7	34,5°
IX	13	12—14°	„	5,4	34,5°

Durch eine andere experimentelle Maßnahme kann man es jedoch erreichen, daß sich auch die präthorakalen Säcke mit Frischluft füllen, nämlich dadurch, daß man seine Versuchstiere zum „Hacheln" bringt. Setzt man eine Taube in einen Thermostaten von 50—60°, so treten bei dem Tier nach etwa 10 Min. lebhafte Kehloszillationen ein, und die Taube sucht durch erhöhte Ventilation dem Hitzetod vorzubeugen: die Körpertemperatur schnellt unter diesen Versuchsbedingungen bis über 44° hinauf. Schon bei der vorläufigen Veröffentlichung dieser Beobachtung wies ich darauf hin, daß es sich hier um eine ausgeprägte Notatmung handle, die sich vom normalen Ventilationstyp sehr unterscheidet. Unterdessen hat Frhr. E. v. Saalfeld in unserem Institut das Hacheln der Tauben einer besonderen Untersuchung unterzogen mit der Feststellung, daß es nicht vom normalen Atemzentrum, sondern von einem besonderen Hachelzentrum abhängt. Ferner gelang es ihm, mit Hilfe besonders empfindlicher Rückschlagventile Atemtiefe und -häufigkeit während des Hachelns genau zu messen. Einem besonders eindrucksvollen Beispiel v. Saalfelds entnehme ich folgende Angaben:

	Atemzahl je Min.	Atemtiefe	Minutenvolumen
normale Atmung	64	4,0 ccm	185 ccm
nach 20 Min. Hacheln	140	2,5 „	350 „
nach 50 Min. Hacheln	510	1,2 „	610 „

Die Zunahme der Atemgröße beträgt durchschnittlich 300—400% — der Erfolg davon ist eine Abnahme des CO_2 und eine Zunahme des O_2 in allen Luftsäcken (Tabelle 11).

Tabelle 11. Ergebnisse bei Wärmebehandlung.

Luftsack	Dauer und Temperatur des Thermostatenaufenthaltes	Vor dem Experiment				Nach dem Experiment			
		Körpertemp.	Atemzahl je Min.	CO_2 %	O_2 %	Körpertemp.	Atemzahl je Min.	CO_2 %	O_2 %
interklavikulärer	70 Min. bei 60°		40	4,8	15,8		etwa 300	1,4	18,9
„	18 „ „ 54—60°	42,1	120	3,7		>43°	etwa 400	2,4	18,9
„	15 „ „ 55—60°			etwa 4,0		>43°	3—400	1,9	17,8
„	30 „ „ 55—60°			etwa 4,0		>43°	3—400	2,7	15,8
präthorakaler	18 „ „ 58°			4,1	15,0	>43°		1,8	18,8
„	15 „ „ 55°			3,6		>43°	mehrere Hundert	3,0	
„	8 „ „ 65°		80	4,8		>43°		2,9	16,0
abdominaler	18 „ „ 54—60°	42,2	80	3,7	16,5	>43°	etwa 280	3,1	15,9
„	10 „ „ 58—60°			4,3	15,9			2,8	
„	10 „ „ 55°	42,0	35	3,9	16,2	>43°	etwa 300	2,1	17,1
„	15 „ „ 55—57°	41,2	34	3,6	17,3	44,5°	etwa 400	2,2	20,0

Die auffällige Verflachung der Atmung hat v. Saalfeld zu der Anschauung geführt, daß die Luft in Lunge und Luftsäcken beim Hacheln beinahe völlig stagniere; die Kühlwirkung, auf die es dabei ankommt, wäre dann auf das Vorbeistreichen eines kalten Luftstromes an der stark vaskularisierten Schleimhaut von Mundhöhle und Oesophagus zurückzuführen. Diese Meinung erscheint auf den ersten Blick einleuchtend, besonders wenn man bedenkt, daß die Atemtiefe die Größe des schädlichen Raumes kaum übertrifft. Jedoch muß man sich bei Beurteilung dieser Verhältnisse stets bewußt sein, daß der oben mitgeteilte Wert von 1 ccm lediglich eine anatomische Größe repräsentiert, der physiologische Wert des schädlichen Raumes ist wesentlich kleiner. Die Erklärung dafür besteht darin, daß die Strömungsgeschwindigkeit in der Achse eines Luftstromes etwa das Doppelte der durchschnittlichen Strömungsgeschwindigkeit beträgt; die menschliche Physiologie z. B. unterscheidet ebenfalls streng zwischen anatomischer und physiologischer Größe des schädlichen Raumes, in besonders gelagerten Fällen kann der physiologische Raum beim Menschen bis auf $^1/_3$ des anatomischen Wertes herabsinken. Es tritt also schon nach einer halben Inspiration, in unserem Fall nach der Aufnahme von 0,5 ccm (oder 0,25 ccm für eine Lunge berechnet) Frischluft in die zentralen Teile des Lungen-Luftsackapparates ein; daher erscheint es sehr wohl möglich, daß selbst bei der geringen Atemtiefe des Hachelns, besonders bei Berücksichtigung der vervielfachten Ventilation, die Luftsäcke besser als im Normalzustand durchlüftet werden, wofür die gefundenen niederen CO_2-Werte sprechen.

CO_2-Einspritzung und ihre Ergebnisse. Im Anschluß an die im vorigen Kapitel dargelegten Versuche einer experimentellen Erhöhung und

Erniedrigung der Ventilationsgröße sind hier noch die Ergebnisse einer anderen Methode zu besprechen, die im ersten Augenblick im Gegensatz zu den bereits gewonnenen Erkenntnissen zu stehen scheinen. Es handelt sich um die Injektion von Kohlendioxyd in die Luftsäcke. Spritzt man eine kleine Menge dieses Gases in einen Luftsack ein, so wird seine CO_2-Konzentration wesentlich erhöht. Kontrolliert man dann das darauffolgende Absinken der CO_2-Werte durch eine Serie von aufeinander folgenden Gasproben, so scheint die Möglichkeit gegeben, aus der Schnelligkeit, mit der dann wieder normale Werte in den Säcken auftreten, gewisse Rückschlüsse auf die mehr oder minder große Durchlüftung der betreffenden Luftsäcke zu ziehen (Plantefol und Scharnke, 1934). Jedoch wiesen wir bei der Veröffentlichung der so erhaltenen Ergebnisse schon damals ausdrücklich darauf hin, daß Kohlendioxyd seiner Reizwirkung wegen für solche Versuche nicht besonders geeignet sei und besser durch Wasserstoff zu ersetzen wäre; eine Apparatur zur Dosierung dieses Gases stand uns jedoch damals leider nicht zur Verfügung. Die Ergebnisse der CO_2-Injektionen faßte ich (1934) in folgenden Sätzen zusammen: „In abdominalen und interklavikulären Säcken kann man kurze Zeit nach der Injektion (30 Sek. bis 2 Min.) CO_2-Konzentrationen feststellen, die den normalen wesentlich überlegen sind, beispielsweise 15%. Auch in der Zeit von 2 Min. bis 5 Min. sind die Werte noch höher als normal. Bis zur Wiederherstellung der Ausgangskonzentrationen vergehen im allgemeinen etwa 10 Min. Einmal haben wir sogar in einem abdominalen Sack nach 60 Min. annähernd 7% festgestellt gegen 5% bei Anfang des Versuches. Für die präthorakalen Säcke ist das Ergebnis ein völlig anderes. Selbst 30 Sek. nach der Einspritzung kann man in ihnen *keine* oder fast keine Spur des eingespritzten CO_2 feststellen. Oft ist sogar der CO_2-Gehalt niedriger als zu Beginn des Versuches." Diese Ergebnisse schienen darauf hinzuweisen, daß die präthorakalen Säcke im besonderen Maße an der Ventilation Anteil nehmen; die abdominalen und interklavikulären Säcke schienen dagegen in manchen Fällen an ihr ganz unbeteiligt zu sein.

Die damals sehr auffällige Tatsache, daß sich hohe CO_2-Konzentrationen gelegentlich außerordentlich lange in den abdominalen und präthorakalen Säcken halten, erscheint nach den Ergebnissen, die uns die Methode der Sauerstoffeinatmung geliefert hat, nicht mehr von besonderer Bedeutung. Sie erklärt sich ohne weiteres mit der Annahme, daß diese Säcke in der Phase geringer Ventilation nicht als Frischluftpumpen fungieren und daß sich in ihnen ein CO_2-Gleichgewicht herstellt. Äußerst auffallend und zunächst unerklärlich war dagegen die Tatsache, daß das eingespritzte Kohlendioxyd mit überraschender Schnelligkeit aus den präthorakalen Säcken verschwand (vgl. Tabelle 12, Versuch I—V).

Als ich — angeregt durch den Gegensatz zwischen diesen und meinen späteren Resultaten — eine erneute Nachprüfung dieser Verhältnisse

Tabelle 12. Ergebnisse von CO_2-Injektionen in den präthorakalen Sack. I—V aus Plantefol und Scharnke (1934), VI—XI neue Kontrolluntersuchungen.

	Ausgangskonzentration CO_2 %	Zahl der eingespritzten ccm CO_2	Dauer bis zur ersten Gasentnahme in Sek.	CO_2 % in der ersten Gasprobe	Dauer bis zur zweiten Gasentnahme in Sek.	CO_2 % bei der zweiten Gasprobe
I	4,13	3	40	3,63	180	4,27
II	5,00	3			180	4,23
III		2	30	2,87		
IV	4,58	3	30	4,83	180	4,67
V	4,21	3	30	4,46	210	4,36
VI		1,5	30	9,1	60	7,1
VII		1,2			120	6,0
VIII		1	30	15,4		
IX		1	30	5,4		
X		1	30	10,9	90	4,1
XI		0,75	30	6,2	120	5,1

vornahm, zeigte es sich sehr bald, warum das Kohlendioxyd in den damaligen Versuchen mit so auffallender Schnelligkeit gerade aus den präthorakalen Säcken verschwunden war: wir hatten in diese Säcke verhältnismäßig sehr viel mehr CO_2 eingespritzt als in die anderen Säcke. Während wir bei abdominalen Säcken nur etwa die Hälfte des normalen Gasgemisches durch Kohlendioxyd ersetzten, wurden die präthorakalen Säcke ganz oder fast ganz mit diesem Gas erfüllt. Ohne jeden Zweifel haben die enorm hohen CO_2-Konzentrationen in diesen Luftsäcken (die noch dazu der Ventralfläche der Lunge anliegen und leichteste Diffusion gestatten) eine starke Reizwirkung auf die Ventilation ausgeübt, auf die das fast augenblickliche Absinken der CO_2-Werte unter die normale Größenordnung zurückzuführen ist; diese Steigerung der Ventilationsgröße lag aber durchaus nicht im Sinne dieser Versuche, die ja über die Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation unter normalen Verhältnissen Auskunft geben sollten. Daß die hier gegebene Erklärung für das schnelle Verschwinden der CO_2-Werte in den präthorakalen Säcken richtig ist, kann ohne weiteres durch Kontrollexperimente bewiesen werden (Tabelle 12, Versuche VI—XI). Spritzt man nur wenig Kohlendioxyd, etwa 0,75 bis 1,5 ccm CO_2 in die präthorakalen Säcke ein, so verschwindet bei nunmehr geringerer Reizwirkung das eingespritzte Gas etwa in demselben Tempo wie aus den anderen Säcken. Die früher aus der Methode der CO_2-Injektionen gezogenen Rückschlüsse auf eine besonders starke Teilnahme der präthorakalen Säcke an der Ventilation sind also nicht berechtigt; die Kohlendioxydeinspritzungen sind ihrer unkontrollierbaren Reizwirkung wegen am besten aus der Methodik der Erforschung der Vogelatmung überhaupt auszuschalten.

3. Untersuchungen am interklavikulären Sack.

Der interklavikuläre Sack nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als er, außerhalb des Brustbauchraumes gelegen, dem Einfluß der

Atembewegungen des Thorax nicht oder höchstens in sehr geringem Maße unterliegt. Die Zusammensetzung seines Inhaltes ist folgende:

	Variationsbreite	Mittelwert
Taube CO_2	2,9— 6,4%	4,5% (25 Analysen)
Ente CO_2	4,5— 6,9%	6,0% (11 „)
Taube O_2	13,5—18,5%	15,5% (22 „)
Ente O_2	10,7—15,4%	13,1% (11 „)

Das Verhalten des interklavikulären Sackes im Experiment entspricht weitgehend dem des präthorakalen Sackes; daher kann ich mich kurz fassen. Auf Erhöhung der Ventilation, wie sie mit dem vorher geschilderten Gallebad verbunden ist, zeigt sich keine Änderung des Gasgehaltes; beim Hacheln tritt dagegen Frischluft in den Sack ein (vgl. Tabelle 10 und Tabelle 11). Der wichtigste Befund besteht darin, daß als Resultat längerer O_2-Atmung sehr hohe CO_2-Werte auftreten, wie folgende 5 Versuche an Tauben zeigen:

nach 10 Min. 7,1%
„ 10 „ 5,1%
„ 7 „ 7,0%
„ 11 „ 8,5%
„ 21 „ 6,1%

Aus diesem starken Ansteigen der CO_2-Werte wie auch aus dem relativ niedrigen Mittelwert (4,5%) geht deutlich hervor, daß der interklavikuläre Sack auch bei der sitzenden und stehenden Taube nicht gänzlich abgeschlossen und unbeteiligt an der Atmung ist; jedoch ist es zur Zeit noch nicht möglich, den Mechanismus seiner Durchlüftung anzugeben. Es sei hier nur auf das früher von uns beschriebene stoßweise Eindringen der Luft in den interklavikulären Sack (allerdings als Resultat von CO_2-Injektionen, Scharnke 1934, S. 198) verwiesen; möglicherweise bestehen hier bestimmte Beziehungen mit den von Beerens beschriebenen unregelmäßigen „Deglutionen", auf die nachher noch näher eingegangen werden wird. Seine eigentliche ventilatorische Aufgabe wird der interklavikuläre Sack aber aller Wahrscheinlichkeit nach erst im Flug erfüllen, wenn unter dem Einfluß der Coracoidbewegungen sein Volumen rhythmisch vergrößert und verkleinert wird. Leider ist es außerordentlich schwierig, darüber sichere Tatsachen zu ermitteln; meine diesbezüglichen Versuche sind noch nicht abgeschlossen. Es sei hier nur mitgeteilt, daß weder Tauben, die nach ganz kurzem Flug am Futterplatz gefangen wurden, noch solche, die mit einer Fessel am Fuß etwa 50 m fliegend zurückgelegt hatten, noch solche, die, an ihren Füßen festgehalten, 2 Min. lang lebhaft mit ihren Flügeln geschlagen hatten, irgendwelche Änderungen in der Zusammensetzung des Gasgemisches in den interklavikulären Säcken aufwiesen.

4. Übersicht über die Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation.

In diesem Abschnitt soll versucht werden, die in den vorhergehenden Kapiteln mitgeteilten experimentellen Ergebnisse zu einem übersicht-

lichen Bild von der Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation zusammenzufügen; es werden selbstverständlich dabei auch frühere Versuchsergebnisse berücksichtigt. Bei den Tauben können wir nach den vorhergehenden Ausführungen drei Phasen der Ventilation unterscheiden:

1. Die Ventilation beträgt ein Minimum oder ist nur wenig darüber erhöht; dann enthalten alle Luftsäcke CO_2-reiche Luft.

2. Die Ventilation ist deutlich erhöht; dann enthalten die abdominalen Säcke CO_2-arme Luft, sogenannte Frischluft, alle anderen CO_2-reiche Luft.

3. Die Ventilation erreicht ein Höchstmaß; in den Säcken befindet sich überall CO_2-arme Luft.

Die erste der eingangs aufgeworfenen Fragen war die, ob dauernde oder nur zeitweilige Teilnahme der Luftsäcke an der Ventilation anzunehmen sei. Anders ausgedrückt: Sind die in der ersten Ventilationsphase in allen Säcken zu beobachtenden hohen Werte vielleicht ein Ausdruck dafür, daß die Luftsäcke in diesem Fall an der Ventilation unbeteiligt sind? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zunächst bedenken, daß die Luftsäcke, wenn sie wirklich zeitweilig völlig abgeschlossene Körperhöhlen darstellten, in Anpassung an die Kohlensäurespannung der Gewebe viele höhere CO_2-Werte aufweisen müßten. Völliger zeitweiliger Abschluß kommt also — übrigens schon aus anatomischen Gründen, nämlich Fehlen der beliebten hypothetischen Ventile — nicht in Frage. Sind nun die im Vergleich zur CO_2-Spannung der Gewebe niedrigen Kohlensäurewerte von 5—6% in den Säcken vielleicht dadurch zu erklären, daß die Luftsäcke nur mittels Diffusion durch die weitgeöffneten Orifizien an den im Stammbronchus hin- und herflutenden Atemstrom angeschlossen sind? Auch diese Möglichkeit ist ausgeschlossen. Ein Ausgleich der Gasspannungen durch Diffusion wäre ebenso bei Einatmung von Sauerstoff wie von normaler Luft möglich. Bei O_2-Atmung treten aber wesentlich höhere CO_2-Werte auf als bei normaler Atmung. Die Möglichkeit eines Ansteigens der an sich schon hohen Werte bei besseren Atembedingungen ist der Beweis dafür, daß unter normalen Verhältnissen kein völliges Stagnieren der Luft in den Säcken in Frage kommt, sondern daß sie tatsächlich bei jedem Atemzug eine kleine Menge ihres Gasgemisches abgeben und eine entsprechende Gasmenge wieder aufnehmen, daß also die Luftsäcke jederzeit und direkt an die Ventilation angeschlossen sind.

Die zweite Ventilationsphase ist durch das Auftreten von CO_2-armer Luft im abdominalen Sack gekennzeichnet. Die niedrigen Kohlensäurewerte sind darauf zurückzuführen, daß die Säcke, den vergrößerten Exkursionen der Rippen und des Sternums folgend, ihre Volumschwankungen derart vergrößern, daß Frischluft in größerer Menge in sie eindringt. Daß keine atmosphärische Luft in ihnen auftritt, beruht auf drei Gründen:

1. diffundiert ständig Kohlensäure aus den benachbarten Geweben in die Luftsäcke (Beweis dafür siehe bei Scharnke 1934);

2. strömt in die Säcke verbrauchte Luft aus dem schädlichen Raum ein, ehe wirkliche Frischluft in sie eindringt;

3. stammt höchstwahrscheinlich ein kleiner Anteil der bei jeder Inspiration aufgenommenen Gasmenge aus den Saccobronchien, hat also schon das respiratorische Parenchym psasiert und ist dabei an CO_2 angereichert worden.

Sehr groß kann die auf diesem letzten Wege in den Luftsack einströmende Gasmenge aber nicht sein, sonst müßten höhere CO_2-Werte in den Säcken auftreten.

Hinsichtlich der Zusammensetzung des Gasgemisches befinden sich also die abdominalen Säcke in einem *labilen Zustand*. Nach Maßgabe physiologischer Ansprüche nehmen sie durch mehr oder minder große Aufnahme und Abgabe von Frischluft an der Ventilation teil. Wenn das Tier nicht gestört wird, spielt sich als Resultante der aufgenommenen Frischluft einerseits und der oben erwähnten CO_2-anreichernden Faktoren andererseits ein bestimmter Kohlensäuregehalt ein. Dieser CO_2-Spiegel kann bei gleichbleibenden physiologischen Bedingungen dann lange Zeit konstant bleiben. Ich erinnere hier an ein schon früher von A. Plantefol und mir veröffentlichtes Experiment, das in Tabelle 13 nochmals wiedergegeben ist und erst auf Grund unserer neuerlichen Erfahrungen über die Beziehungen zwischen Gasgehalt der Luftsäcke und Ventilation richtig ausgewertet werden kann.

Tabelle 13. Fünf aufeinander folgende Gasentnahmen in einem abdominalen Sack.

Zeit Min.	Entnommene Gasmenge in ccm	CO_2 %	O_2 %
0	1,5	4,14	16,81
30	1,5	4,14	16,86
60	1,6	4,17	16,80
80	1,4	4,04	16,61
120	1,5	4,04	16,60

In diesem Fall blieb bei einem besonders ruhigen Tier der CO_2-Gehalt und der O_2-Gehalt der abdominalen Säcke 2 Stunden hindurch (bei 5 entnommenen Gasproben) vollkommen konstant. Es ist das ein deutlicher Beweis für unsere Annahme, daß sich hinsichtlich der Gaszusammensetzungen ein Gleichgewichtszustand einspielt, der allerdings auf Änderungen des physiologischen und psychologischen Zustandes sofort reagiert, um dann durch eine Phase ständiger Änderungen allmählich in einen neuen Gleichgewichtszustand überzugehen.

Wenn die postthorakalen, präthorakalen und interklavikulären Säcke auf eine vergrößerte Atmungsamplitude nicht ebenfalls sofort durch niedrige CO_2-Werte reagieren, so liegt das offenbar daran, daß sie dem Drehpunkt der Brustkorbbewegungen, nämlich dem Sternum-Coracoidgelenk wesentlich näher liegen, so daß sie relativ geringeren Volumschwankungen unterworfen sind.

Welchen Vorteil hat nun der zweite Ventilationstyp gegenüber dem vorher erwähnten ersten? Zunächst ist das Atemvolumen vergrößert;

die zunehmenden Thoraxbewegungen lösen entsprechend größere Volumschwankungen auf, wodurch der Gaswechsel erhöht wird. Ferner liegt ein wesentlicher Vorteil der zweiten Ventilationsart darin, daß die Lunge schon bei Beginn jeder Einatmung CO_2-ärmere Luft aufnimmt, ist doch der schädliche Raum durch CO_2-arme Luft „verdünnt" worden, die bei der Exspiration dem abdominalen Sack entströmte. Wieweit eine dritte Möglichkeit der Atmungsverbesserung, nämlich das Einblasen von „Frischluft" bei der Exspiration von den abdominalen Säcken her in Frage kommt, wird auf S. 577 ausführlich besprochen werden.

Die dritte Ventilationsphase, die mit einer Erhöhung der Atemgröße um 3—400% verbunden ist, ist bisher nur als Notatmung bekannt. Da beim Flug die Ventilation — nach den Bewegungen des Brustkorbes zu urteilen (Zimmer 1935) — um 1000—1400% erhöht ist, so ist es höchstwahrscheinlich, daß Frischluft während des Fluges in alle Luftsäcke eindringt. Ob spätere Untersucher tatsächlich ein CO_2-armes Gasgemenge in den Luftsäcken von fliegenden Vögeln nachweisen werden, wird davon abhängen, in welchem Verhältnis die Zunahme der Ventilation und die Vermehrung der CO_2-Produktion infolge des erhöhten Stoffwechsels beim Fliegen steht.

Im Anschluß an diese Darlegungen sei noch einer kurzen phylogenetischen Spekulation Raum gegeben. Es war bisher völlig unerklärlich, warum der Luftsackapparat der Vögel eigentlich in so viele einzelne Kammern zerlegt ist. Die erste Anbahnung eines Verständnisses dafür ergibt sich vielleicht, wenn man auf die Bedeutung des schädlichen Raumes und die Wichtigkeit der absoluten Größe und der relativen Lage der Luftsäcke hinweist. Würde statt der 9 mehr oder minder großen Luftsäcke nur ein einziger Riesenluftsack vorhanden sein, so würden die Volumschwankungen dieses einen Sackes, da ein bedeutender Teil seines Raumes nahe dem Drehpunkt der Atembewegungen liegen würde, wahrscheinlich nicht groß genug sein, um Frischluft in diesen Sack zu pumpen. Die CO_2-reiche, mehr oder minder stagnierende Luft im vorderen Teile dieses Riesenluftsackes würde sich in jedem Augenblick der durch die Tätigkeit des hinteren Sackanteils gewechselten Luftmenge beimischen, so daß nie „Frischluft" in einem so großen Sack auftreten könnte. Erst die Absonderung zweier großer, weit vom Drehpunkt gelegener Säcke schafft die Möglichkeit von Volumschwankungen, die zur Aufnahme von Frischluft führen. Es ist daher sicherlich kein Zufall, wenn gerade die geräumigen abdominalen Säcke ihre Lage weit hinten im Körper, entfernt vom Drehpunkt der Thoraxbewegungen, haben.

II. Der Weg der Atemluft in der Vogellunge.

1. Die Unzulänglichkeit der modernen Theorien.

Die eindrucksvollste Theorie, die bisher über den Weg der Atemluft durch die Vogellunge geäußert worden ist, ist ohne Zweifel die

vielgenannte Theorie von BRANDES. Nach dieser Auffassung sollten die hinteren Luftsäcke bei der inspiratorischen Erweiterung Luft aus Trachea und Mesobronchus aufnehmen, um sie dann bei der exspiratorischen Druckzunahme in und durch die Lungen zu pressen. Wenn wir von der bereits ausführlich dargelegten Tatsache absehen, daß keineswegs immer CO_2-arme Luft sich in den hinteren Säcken befindet, bildete besonders die Annahme einer Steuerung der Atemluft durch Ventile den schwächsten Punkt jener Theorie, war es doch nie gelungen, irgendwelche Steuerungsvorrichtungen nachzuweisen oder auch nur wahrscheinlich zu machen. Um die große Zahl der theoretisch erforderlichen Ventile zu verringern, hat in letzter Zeit VOS die BRANDESsche Ansicht zu vereinfachen versucht; er schreibt in seiner Arbeit darüber: „Durch ausführliche und mannigfache variierte Versuche bin ich zu einer Anschauung gelangt, wobei ich in jeder Lunge nur eine Klappe brauche, und zwar zwischen Vestibulum und Mesobronchus, also gerade zwischen der Einmündungsstelle der Ventrobronchen und derjenigen der Dorsobronchen. Die Existenz einer Klappe an dieser Stelle geht aus der Anatomie ziemlich überzeugend hervor und wurde außerdem durch Injektionsversuche sichergestellt" (VOS 1934). Wir haben uns hier zu fragen, ob diese Vossche Anschauung zu Recht besteht.

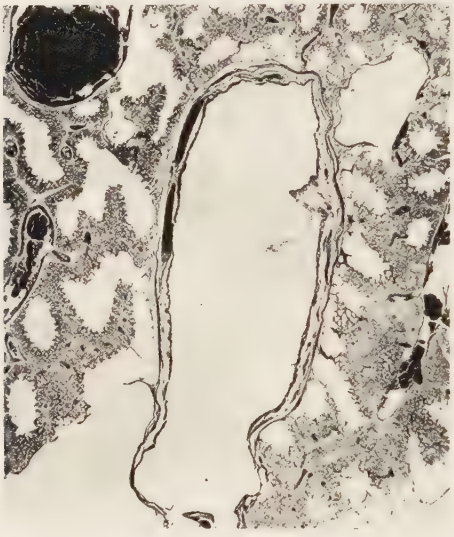

Abb. 2. Schnitt durch die Übergangszone zwischen Vestibulum und Mesobronchus, Ente. Links oben in der Wandung des Vestibulums sind noch die letzten Reste der Knorpelspangen zu sehen. Glatte Muskulatur nur gering entwickelt. Vergr. etwa 10×.

Vom anatomischen Standpunkt aus ist dazu zu bemerken, daß flatternde Segel oder vorspringende Falten (wie sie z. B. DOTTERWEICH zum Beweis der damals von ihm vertretenen Klappentheorie in dieser Zeitschrift, Bd. 11, S. 281 abbildete) am Übergang vom Vestibulum in den Mesobronchus durchaus fehlen. VOS sah daher in seiner Arbeit (S. 554) die Möglichkeit einer Ventilwirkung dadurch gegeben, daß der mit Knorpelspangen versehene schlaffe Teil des Vestibulums sich an den knorpeligen Teil anschmiegen könne; er glaubt jedoch (S. 572), „daß der Verschluß während der Exspiration nicht auf mechanischem Wege (infolge Verkleinerung des Brustkorbes), sondern reflektorisch (also durch Zusammenziehung bestimmter Muskeln) zustande kommt." Für diese Vorstellung, die VOS freilich nicht näher ausgeführt hat, fehlt aber jede anatomische Grundlage, denn die glatte Muskulatur, die den gesamten Mesobronchus als dünne Lage umkleidet, weist an der in Betracht kommenden Stelle keine Verstärkung noch irgendwelche andere Modifizierung

auf. Ich bin im Besitz mehrerer Schnittserien durch die Lungen von Enten und Tauben und gebe in den Abbildungen 2 und 3 zwei Beispiele von solchen Schnitten. Es geht deutlich aus ihnen hervor, daß die das Grenzgebiet zwischen Vestibulum und Mesobronchus umgebende Muskelschicht nur eine dünne Schicht ist, nicht anders als die Muskulatur an anderen Stellen des Hauptbronchus auch.

Eine entscheidende Stütze für seine Annahme der Existenz einer einzigen Klappe sieht Vos in den Ergebnissen seiner Injektionsversuche. Bei Einspritzung von Stempeltinte in die hinteren Säcke ergab sich nämlich, daß das Vestibulum nicht angefärbt wurde, wie es der Fall sein müßte, wenn bei Ausatmung Stempeltinte aus den hinteren Säcken auf direktem Wege exspiriert würde. Aus dieser Beobachtung folgert Vos einen Abschluß des Vestibulums vom Mesobronchus während der Ausatmungsphase. Gegen diesen Schluß wäre nichts einzuwenden, wenn sich Vos einer einwandfreien Technik bedient hätte. Der Autor selbst bemerkt aber über die Güte der Stempeltinte als Injektionsmasse folgendes: „Ein Nachteil dieses Injektionsmittels ist allerdings, daß es in den weiteren Röhren stark von der Schwerkraft und nur verhältnismäßig wenig von den hier herrschenden Luftströmungen beeinflußt wird; bei Injektion in einen hinteren Luftsack muß man das Tier deshalb einige Augenblicke nach vorn neigen, da die Tinte sonst einfach im Sack stehen bleiben würde.“ Es ist wohl einleuchtend, daß die so gewonnenen Resultate gerade von der Dauer dieser „Augenblicke“ abhängig sind. Neigt man das Tier nur kurze Zeit vorwärts, so ist es unsicher, ob die zähflüssige Stempeltinte genügend Zeit gehabt hat, bis ins Vestibulum zu dringen. Neigt man dagegen — wie ich es bei Tauben getan habe — ein Tier mehrere Sekunden mit seiner Längsachse nach vorwärts, so färbt die unter dem Einfluß der Schwerkraft vorwärtsfließende Stempeltinte auch das Vestibulum blau. Deshalb erlauben Injektionen von Flüssigkeiten, möge es sich um Stempeltinte oder um Paraffin handeln, der unkontrollierbaren Wirkung der Schwerkraft halber niemals sichere Schlußfolgerungen. Aus den Ergebnissen, die Vos mit Ruß- und Holzkohlenstaubinjektionen hatte, lassen sich keine Folgerungen auf die Existenz einer Klappe zwischen Mesobronchus und Vestibulum ziehen. Dotterweich, der in seiner letzten Publikation ebenfalls gegen die Vossche Theorie Stellung nimmt, beruft sich dabei vor allem auf die Ergebnisse seiner Röntgenuntersuchungen. Er flößte nämlich Tauben Jodipinöl und andere Kontrastmittel ein und beobachtete dann, wie die eingespritzte Masse kontinuierlich den Hauptbronchus hinabfloß, um sich dann in den hinteren Säcken anzusammeln; irgendeine bestimmt lokalisierte Absperrvorrichtung konnte nicht festgestellt werden.

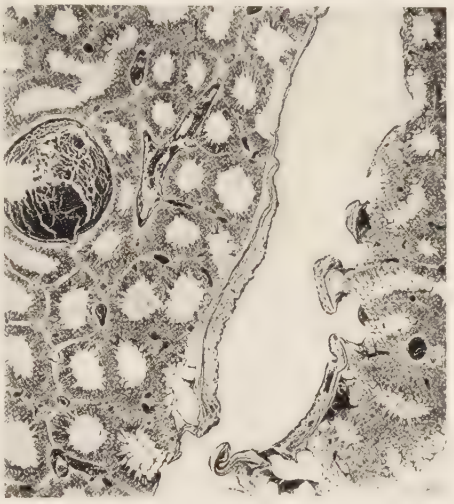

Abb. 3. Querschnitt durch den Mesobronchus einer Ente, dicht kaudalwärts von Abb. 2. Die zirkuläre Muskulatur ist schwach entwickelt. Vergr. etwa 10×.

Abschließend muß also festgestellt werden, daß weder histologische noch röntgenologische Befunde noch das Ergebnis einwandfreier

Injektionsversuche für das Vorhandensein der von Vos postulierten Klappe sprechen. Dazu kommt, daß noch nie ein Beobachter die Öffnung zwischen Mesobronchus und Vestibulum geschlossen oder auch nur verengt gesehen hat, obwohl gerade die glatte Muskulatur in der Lunge sich im Augenblick des Todes weitgehend zu kontrahieren pflegt.

Wir wenden uns nunmehr der Besprechung der neuen Dotterweich-schen Theorie zu, die eine vollkommene Abkehr von der Annahme steuernder Ventile darstellt. Ihr Leitgedanke zum Verständnis von Bau und Funktion der Vogellunge ist die Annahme einer aerodynamisch so günstigen Anordnung der Luftwege im Lungenparenchym, daß der Atmungsstrom gewissermaßen von selbst in die zweckmäßigsten Bahnen strömt. Dotterweich leitet seine neue Annahme von einem Glasmodell ab, das er in dieser Zeitschrift, Bd. 23, S. 748 abgebildet hat. Aus aneinander geschmolzenen Glasröhren ist hier eine vereinfachte Widergabe der Vogellunge versucht worden — eine zweifellos schwierige Aufgabe, die eine sehr große Schematisierung bedingte. Kleine Gummibälle, die am Ende der Glasröhren angebracht waren, fungierten als künstliche Luftsäcke; mit ihrer Hilfe wurden Ammonchloriddämpfe oder Zigarrenrauch durch das Modell gesaugt und aus der Strömung in den Glasröhren auf den Weg der Atemluft in der Lunge geschlossen.

Da es zu weit führen würde, auf alle Versuche am Dotterweichschen Modell im einzelnen einzugehen, sei hier nur auf die beiden wichtigsten eingegangen, nämlich auf die Luftströmungen, die im Modell zu beobachten sind, wenn man alle Luftsäcke und wenn man nur die beiden hinteren Luftsäcke betätigt (vgl. dazu die Abb. 2—4 aus der Dotterweichschen Arbeit 1936, diese Zeitschrift, Bd. 23, S. 749—751). Wenn im ersten Fall, also bei Betätigung aller Gummiblasen, Luft in die vier Glasröhren bei der Inspiration eindringt, so spielt beim obersten und bei den beiden unteren „Dorsobronchien" die Anordnung der Glasröhren am Stammbronchus, also ein bestimmtes aerodynamisches Prinzip, keine Rolle. Der unterste Bronchus steht nämlich, wie die Abbildung zeigt, durch einen Saccobronchus mit dem hinteren Luftsack in direkter Verbindung; in die beiden vorderen Dorsobronchien dringt Luft ein, weil sie in diese Glasröhren durch die Betätigung der vorderen Gummiblasen *hineingesaugt* wird. Erweitert man nämlich (Abb. 4) die vorderen Luftsäcke nicht, so tritt nicht nur keine Luft in sie ein, sondern es strömt sogar Luft aus ihnen heraus, obgleich doch im Mesobronchus ein Luftstrom von gleicher Richtung und Stärke fließt wie im vorhergehenden Versuch. Dotterweich bleibt uns bei diesen wie bei den anderen Modellversuchen den Beweis dafür schuldig, daß die Strömungsverhältnisse „durch die Anordnung der einzelnen Bronchien" bedingt werden; die Luft würde auch dann in die beim Modell verwandten Glasröhren einströmen, wenn sie in einer anderen Ebene liegen oder in einem anderen Winkel an dem Hauptbronchus ansetzen würden. Insofern ist das Modell Dotterweichs ein Beweis für die Saug- und Druckwirkung der Säcke, aber nicht für den Wert einer bestimmten topographischen Bronchienanordnung. Sollte dies der Fall sein, müßte man an ein Modell folgende Ansprüche stellen: es müßte nicht nur die räumliche Anordnung der einzelnen Glasröhren sich genau nach dem Verhalten in der Lunge richten, sondern es müßte auch das Kaliber der einzelnen Luftwege nach dem Vorbild der Lunge abgestimmt sein, denn gerade davon hängen Druck und Strömungsgeschwindigkeit weitgehend ab. Es müßte also im Dotterweichschen Modell etwa die Weite der als Parabronchien fungieren-

den Glasröhren viel kleiner sein, als sie es im Verhältnis zu Dorso- und Mesobronchus in seinem Modell sind, denn es ist ja durchaus nicht so, daß Druck und Strömung in wenigen großen Röhren die gleichen sind wie in vielen kleinen Röhren, die zusammen das gleiche Volumen haben. Aber selbst, wenn man ein solches Modell mit denkbar größter Sorgfalt bauen würde, bliebe immer noch ein prinzipieller Einwand bestehen: ein Modell aus Glasröhren ist starr. Die Lunge aber erfährt, den Bewegungen der Rippen folgend, bei jedem Atemzug Volumänderungen, die für den Weg der Atemluft sicherlich von Wichtigkeit sind. Ich kann daher der Meinung Dotterweichs nicht beipflichten, daß man aus den Strömungsverhältnissen in einem starren Modell direkte Schlüsse auf das Verhalten des Luftstromes in der Lunge ziehen kann, denn einige zusammengeschmolzene Glasröhren mit vier Gummibällen haben mit einer Vogellunge nur eine oberflächliche Ähnlichkeit. Das geht am besten aus den Worten Dotterweichs selbst hervor, wenn er schreibt: „An einem von mir ursprünglich angefertigten, wesentlich einfacheren Modell, das nur aus wenigen Glasröhren und 2 Luftsäcken bestand, fanden sich prinzipiell die gleichen Strömungsverhältnisse" (wie bei dem später von ihm verwandten Modell).

Es dürfte einleuchten, daß wenige Glasröhren und zwei Gummibälle zwar mit dem Dotterweichschen Modell übereinstimmen können, aber schwerlich mit dem kompliziertesten Lungentyp, der im Tierreich anzutreffen ist. Daß die Anordnung der einzelnen Bronchiensysteme bestimmten aerodynamischen Grundsätzen folgt, soll nicht bestritten werden; insofern ist die Dotterweichsche Idee sicherlich anregend, nur kann sie nicht als endgültige Lösung des Problems der Vogelatmung betrachtet werden.

2. Bewegung der Atemluft durch Volumänderung von Lunge und Luftsäcken.

Wenn sich auch Vos und Dotterweich in vielen wichtigen Einzelheiten von der Brandesschen Theorie gelöst haben, so ist ihnen doch ein Erbteil jener alten Vorstellung geblieben: die Meinung nämlich, daß die Vogellunge ein starres Gebilde darstelle und keinen Volumschwankungen unterliege. Diese verfehlte Ansicht ist letzten Endes der gemeinsame Nenner der Theorien von Brandes [1], Vos und Dotterweich, und es ist daher notwendig, diese Meinung als Vorurteil klar herauszustellen. Ich habe in den Ergebnissen der Biologie (1934) bereits darauf hingewiesen, daß die Volumänderungen der Lunge bei der Frage nach dem Weg der Atemluft nicht vernachlässigt werden dürfen, will aber hier auf diesen wichtigen Punkt nochmals eingehen und einige Beweise für

[1] Brandes (1924, S. 510) hat zwar die von Soum und Baer beschriebenen Volumänderungen der Vogellunge nicht wegleugnen können; er hat sie aber so gedeutet, als ob die betreffenden Lungenpartien erst sekundär dadurch erweitert und zusammengepreßt würden, daß Luft vom Mesobronchus her in sie eingeblasen oder abgesaugt würde. Er hat dabei vollkommen übersehen, daß solche Beobachtungen sich nur machen lassen, wenn der Brustbauchraum breit eröffnet und alle Luftsäcke zerstört sind. Das Eindringen der Luft kann also — da die Luftsäcke ausfallen — bei solchen Experimenten nur durch Volumschwankung der Lunge selbst verursacht werden. Brandes hat also willkürlich Ursache und Wirkung vertauscht.

diese Schwankungen unter experimentellen und physiologischen Bedingungen anführen.

Es ist dazu notwendig, auf einige topographisch-anatomische Tatsachen hinzuweisen, die bei den Spekulationen über den Weg der Atemluft nie gebührend berücksichtigt worden sind. Die Abb. 4, die nach einem wohlgelungenen Metallausguß einer Taubenlunge gezeichnet ist, läßt drei wichtige Grundzüge im Aufbau der Lunge erkennen:

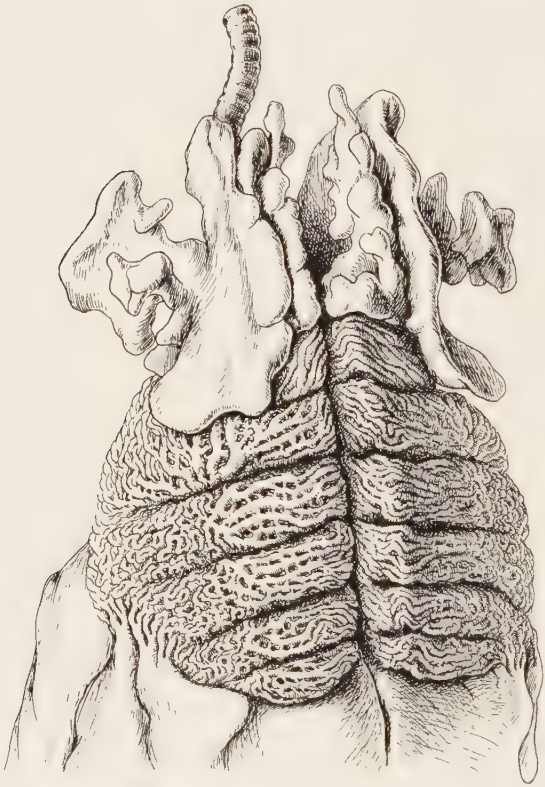

Abb. 4. Ansicht eines Ausgusses der Lungen einer Taube mit Woodscher Legierung. Nähere Erklärung im Text.

a) Die Rippen liegen in tiefen Furchen im dorsomedialen Teil der Lunge; die tiefen Einkerbungen, die die Dorsalfläche der Lungen in 6 deutlich getrennte Abschnitte gliedern, reichen bis in die Mitte des Organes; das zeigt besonders deutlich die Seitenansicht einer frischen Taubenlunge (Abb. 5).

b) Nach den Seiten zu verflachen sich die Furchen und verschwinden schließlich ganz; die Anordnung der Parabronchien auf der äußeren Hälfte der Dorsalfläche ist ganz anders als auf der inneren Partie.

c) Die Saccobronchien der hinteren Luftsäcke münden im Verzweigungsgebiet der lateralen Parabronchien, also in dem Teil der Lunge, der kaum oder nicht mehr von den Rippenfurchen berührt wird.

In diesem Zusammenhang interessiert uns vor allem die Tatsache, daß ein Teil der Lunge, etwa ein gutes Drittel des Organs, zwischen den Rippen eingekeilt ist. Ein rhythmisches Zusammenpressen und eine dementsprechende Erweiterung der dorsomedialen Lungenpartien ist die Folge dieser topographischen Anordnung. Am narkotisierten eröffneten Tier läßt sich außerdem eine leichte Erweiterung der Lunge in vertikaler Richtung beobachten. Wieweit die wohl entwickelte

zirkuläre glatte Muskulatur der Parabronchien (s. Abb. 8) zu etwaigen Volumänderungen der gesamten Lunge oder Teilen der Lunge Veranlassung gibt, muß noch besonders untersucht werden. Ich verweise hier auf die überraschenden Feststellungen von Verzàr und Jeker[1], denen es gelang, in der so viel untersuchten Säugetierlunge das Vorhandensein von großen, normalerweise atalektischen Bezirken nachzuweisen, die sich erst bei besonderen Anforderungen an die Atemfähigkeit aktiv durch Muskeltätigkeit öffnen und erweitern[2]. Brandes und seine Nachfolger haben bei ihren Deduktionen die Tatsache der Volumveränderungen der Lunge nie berücksichtigt, auch nicht Dotterweich, obwohl ein Jahr vor Erscheinen seiner neuesten Arbeit K. Zimmer noch einmal nachdrücklich auf diese Volumänderung der Lunge aufmerksam gemacht hatte.

Abb. 5. Seitenansicht einer Taubenlunge zur Demonstration der von der Dorsalseite her tief einschneidenden Furchen.

„Es seien (Abb. 6) AA' und BB' ein Rippenpaar, das mit der geraden AB (der Wirbelsäule) derartig gelenkig verbunden sei, daß eine Bewegung der Rippen in der Zeichnungsebene erfolgen kann. Die Stellung AA', BB' sei die exspiratorische. Nach vorn geschoben soll AA'' und BB'' dasselbe Rippenpaar in Atmungsstellung veranschaulichen. Es ist deutlich zu erkennen, daß der senkrechte Abstand der Linien AA' und BB' kleiner ist als der entsprechende Abstand AA'' zu BB''. Das heißt also, der Abstand der Rippen vergrößert sich, wenn sie die Rippen von der Ausatmungsstelle in die Einatmungsstelle bewegen“ (K. Zimmer, 1935).

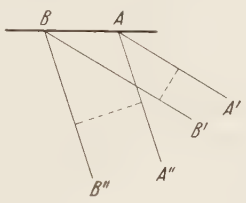

Abb. 6.

Einen weiteren Beweis dafür, daß die Vogellunge erweiterungsfähig ist, stellen die Ausschaltungsversuche der Luftsäcke dar, wie sie die älteren Autoren öfters durchgeführt haben. Wenn auch bei Öffnung der Brust-Bauchhöhle und Zerstörung aller Luftsäcke stets Atemnot eintrat, so konnten doch die Versuchstiere unter solchen Bedingungen stundenlang leben; das Agens der Luftbewegung konnten in solchen Fällen nur Veränderungen des Rauminhaltes der Lunge sein. Soum (1896) hat diese Lungenbewegungen bei Tieren in äußerster Notatmung sogar graphisch durch Hebelübertragung auf berußtem Papier aufzeichnen können. Auch das Verhalten von Tieren, die bei O_2-Atmung oder bei Ausschaltung des schädlichen Raumes erhöhten CO_2-Gehalt aller Säcke zeigen, kann hier als Stütze der Annahme von Lungenbewegungen herangezogen werden; diese Ergebnisse werden in anderem Zusammenhang sogleich ausführlich besprochen werden. Jedenfalls kann abschließend festgestellt werden, daß bei der normalen Atmung der Vögel

[1] Verzàr u. Jeker: Pflügers Arch. **238**, 379f. (1937).

[2] Prof. Verzàr-Basel hat sich liebenswürdigerweise bereit erklärt, die für diese Zwecke von ihm ausgearbeitete besondere Methodik auch zur Untersuchung der Wirkungsweise der glatten Muskulatur der Vogellunge zu verwenden.

sicherlich gleichzeitig Volumänderungen der Luftsäcke und Volumänderungen der Lunge selbst eine Rolle spielen.

3. Die Strömung der Atemluft im Lungenparenchym.

Die These, daß die lebensspendende Atemluft entweder ausschließlich (Brandes) oder doch vorwiegend (Bethe, Vos, früher auch Dotterweich), in der Exspirationsphase in der Richtung von hinten nach vorn durch die Lunge streiche, konnte nur auf dem Boden der Annahme erwachsen, daß die starre, mit Ventilen versehene Lunge keinen Anteil an der Bewegung des Atemstromes habe. Die oben besprochene Dehnung des Lungenparenchyms bedingt es aber zweifellos, daß schon bei der inspiratorischen Erweiterung Luft in das Lungenparenchym eindringt. Für diese von den topographischen Verhältnissen abgeleitete Feststellung gibt es auch einen schlüssigen experimentellen Beweis; es sind die in den Tabellen 2—4 niedergelegten Beobachtungen. Die Tatsache, daß unter verbesserten Atembedingungen (Ausschaltung des schädlichen Raumes, Sauerstoffatmung) die Ventilationsgröße sinkt, läßt sich nicht mit der Auffassung in Einklang bringen, daß die Lunge ihre Atemluft aus den hinteren Säcken beziehe. Denn mit der Abnahme der Menge der ein- und ausgeatmeten Luft erfolgte ein Ansteigen des CO_2-Gehaltes in den hinteren Säcken. D. h. also, daß eine Taube, die unter normalen Bedingungen vielleicht 2—3% CO_2 in ihren abdominalen Säcken aufweist, nun plötzlich ein Gasgemenge mit 5—7% Kohlendioxyd in den gleichen Säcken enthält. Würde nun diese Luft während des Experimentes von hinten her durch die Lunge geblasen, so würde das eine arge Verschlechterung der Atemluft bedeuten — es treten aber im Gegenteil alle Kennzeichen einer Verbesserung und Erleichterung der Atmung auf (Abnahme der Ventilationsgröße, der Zahl der Atemzüge, der Atemtiefe, völliges Wohlbefinden und Ruhe der Versuchstiere). Wir können daher als sicher konstatieren, daß in der Phase geringer Ventilation der CO_2-reiche Inhalt der hinteren Luftsäcke nicht als Atemluft in Frage kommt; das gleiche gilt für den Inhalt der präthorakalen und abdominalen Säcke, die bei O_2-Atmung ebenfalls eine Zunahme ihres CO_2-Gehaltes zeigen. Daraus folgern wir, daß in der Phase geringer Ventilation die Lunge im wesentlichen durch eigene Volumänderungen direkt „Frischluft" aus der Trachea in der Inspirationsphase aufnimmt.

Es ist bisher noch nicht gelungen, den Weg des Atemstromes im Lungenparenchym in wünschenswerter Weise experimentell sicherzustellen. Seit Brandes sind alle Autoren der Ansicht, daß die Vogellunge nur in einer Richtung durchströmt wird und gerade darin wird der besondere Vorteil der durchgehenden Bronchienanordnung erblickt. Diese Anschauung eines Luftkreislaufes mit getrennten Ein- und Austrittswegen stammt aus einer Zeit, in der man sich je nach Bedarf die Dorsobronchien und Ventrobronchien durch Ventile abgesperrt dachte,

die etwa den Luftstrom nur dorsalwärts eintreten und dann nach der Ventralseite abfließen ließen. Sie ist aber mit dem Wegfall der Ventile wieder zweifelhaft geworden und besitzt nicht mehr Wert als den einer Arbeitshypothese. Es erscheint mir für die Weiterentwicklung unserer Frage vorteilhafter, den Mangel gesicherter Erkenntnis in diesem Punkte klar herauszustellen als durch irgendeine der sich immer mehr häufenden Scheinlösungen die Erledigung eines Problems vorzutäuschen. Eine ernsthafte theoretische Betrachtung über die Frage nach dem Weg der Atemluft müßte sich überdies auf eine eingehende Kenntnis des anatomischen Feinbaues der Lunge stützen können. Wieweit wir davon noch entfernt sind, werden dem Kenner dieser Verhältnisse die nächsten Seiten und Abbildungen zeigen, auf denen ich bislang ganz übersehene, äußerst wichtige Prinzipien der Anordnung der luftführenden Wege aufzeigen werde. Die für den Ausbau einer Theorie notwendigen anatomischen Kenntnisse können in dem erforderlichen Maße nur durch die mühevolle Arbeit einer Wachsplattenrekonstruktion gewonnen werden, einer Arbeit, der sich zur Zeit hier in München Fräulein M. Stanislaus unterzieht. Das Ergebnis dieser anatomischen Untersuchung wird bei der späteren Theorienbildung zu verwerten sein.

In diesem Rahmen soll daher zunächst nur eine Spezialfrage erörtert werden, die schon des öfteren aufgeworfen worden ist: ob nämlich die „Frischluft", die bei der Ente in den abdominalen Säcken stets, bei der Taube oft anzutreffen ist, dem Gaswechsel dienstbar gemacht wird, indem sie bei der Exspiration von hinten nach vorne durch das Lungengewebe strömt. Dieser Rückstrom ist experimentell nicht strenge bewiesen; er kann jedoch als wahrscheinlich angenommen werden auf Grund von Beobachtungen, die den Ausfall der abdominalen Säcke als empfindlichen Mangel für das Tier erscheinen lassen.

Hier ist zunächst die öfters gemachte Feststellung anzuführen, daß Tauben, deren abdominale Säcke durch ein Loch mit der Außenwelt in Verbindung gesetzt sind, nach kurzem Flug kraftlos herabfallen oder schon beim Aufflug scheitern. Ferner ist zu erwähnen der auffallende Gegensatz im Erfolg von zwei im Prinzip ganz gleichen Experimenten, nämlich der Ausschaltung des schädlichen Raumes durch Einfügung von Exspirationsventilen in die vorderen bzw. die hinteren Säcke. Tritt der Atemstrom durch die Trachea in die Lunge ein und durch den interklavikulären Sack wieder aus, so sinkt die Ventilationsgröße (Tabelle 2) augenblicklich um durchschnittlich 50%. Verbindet man aber das Exspirationsventil mit den beiden abdominalen Säcken, so tritt diese Abnahme der Ventilationsgröße nicht oder — wie ich ergänzend zu meinen früheren Untersuchungen anführe — frühestens nach 15 Min. ein. Das ist offenbar ein Ausdruck dafür, daß der Ausfall der abdominalen Säcke, die bei dieser Versuchsanordnung keine Luft von rückwärts her in die Lunge pressen können, die Atmung des Tieres beeinträchtigt.

Für die Annahme eines Rückstromes der Atemluft von hinten nach vorn durch die Lunge sprechen auch die Feststellungen Dotterweichs an Bahnhofstauben.[1] Es zeigte sich, daß bei solchen Tieren, wie auch bei anderen Großstadtvögeln, eine reichliche Rußablagerung gerade im Gebiet der Saccobronchien der abdominalen Säcke festzustellen war. Der ganzen Sachlage nach konnten diese Rußpartikelchen nur während der Exspirationsphase von hinten her in die Lunge eingetreten sein.

Es erhebt sich nun folgende wichtige Frage: Welcher Mechanismus bedingt es, daß die Luft aus den hinteren Säcken nicht nur direkt durch den Mesobronchus nach der Trachea abströmt, sondern daß sie auch in das Lungenparenchym, also in ein Gebiet größeren Strömungswiderstandes, eindringt? Es ist meines Erachtens möglich, sich davon unter Verzicht auf die Annahme steuernder Ventile oder anderer hypothetischer Faktoren eine einfache Vorstellung zu machen, wenn man zweierlei berücksichtigt: die verschiedenartigen Druckschwankungen im Lungen-Luftsacksystem und die topographischen Verhältnisse im Gebiet der Saccobronchien der abdominalen Säcke.

Verbindet man den abdominalen Sack einer Taube durch Kanüle und Gummischlauch mit einem Wassermanometer, so kann man, falls das Versuchstier ruhig ist, mit außerordentlicher Regelmäßigkeit Schwankungen mit einer Amplitude von 0,5 cm beobachten. Bei der geringsten Beunruhigung des Tieres, wie sie etwa durch eine hastige Bewegung des Experimentators oder durch das unerwartete Öffnen einer Tür ausgelöst werden kann, steigt der Druck auf das 3—4fache (1,5—2 cm Wasser), bei stärkerer Erregung, besonders bei Befreiungsversuchen, bis zu 5, ja 7,5 cm, also auf das 10—15fache, an.

J. Beerens, der diese Schwankungen schon 1932 in einer bisher viel zu wenig beachteten Arbeit beschrieben und in ihrer vollen Bedeutung für die Vogelatmung klar herausgestellt hat, mißt besonderen Wert dem Auftreten von „deglutitions" bei. Dieses Wort, das in unserem Falle vielleicht am besten mit „Schluckpressen" zu verdeutschen ist, soll besagen, daß die Druckerhöhungen von äußerlich gut sichtbaren „Schluckbewegungen" der Muskulatur des Mundhöhlenbodens begleitet sind. Nach Beerens soll dieses Schluckpressen stets mit einer Druckerhöhung bis zu 5, ja bis zu 10 cm Wasser verbunden sein. Bei meinen eigenen Untersuchungen konnte ich einen derartigen hohen Druckanstieg beim Schluckpressen nur ausnahmsweise feststellen, und zwar nur dann, wenn das Versuchstier CO_2-reiche Luft atmete. In der Mehrzahl der Fälle stieg bei meinen Tauben der Druck nur auf das 5—6fache an. Die nach einem Schluckpressen stattfindende Exspiration läßt mehr Luft aus der Lunge heraustreten als ein normaler Atemzug beträgt.

Als Gründe für diese Drucksteigerung glaubt Beerens drei Tatsachen ermittelt zu haben, nämlich verstärkte Tätigkeit der Exspirationsmuskeln, vollkommenen Verschluß des Larynx und Verengung der

Syrinx. Der erstgenannte Faktor, eine intensivere Ausatmungsbewegung, trifft ohne Zweifel zu, hat doch BEERENS als Ausdruck dafür eine dem Normalzustand gegenüber verstärkte Verschiebung der Sternumspitze graphisch registrieren können. Auch die Tatsache einer Larynxbewegung (daher der äußerlich sichtbare „Schluckakt") kann ich bestätigen. Doch handelte es sich in den von mir beobachteten Fällen meist nur um eine weitgehende gegenseitige Näherung der Larynxränder. Vollkommener anfänglicher Verschluß der Larynxspalte, so daß also gar keine Luft nach außen bei Beginn der Exspiration entweichen kann, ist sehr selten und konnte von mir nur dann beobachtet werden, wenn das Versuchstier CO_2-reiche Luft einatmete. Zu der Annahme, daß auch eine Verengerung der Syrinx bei der Drucksteigerung mitwirkt, wurde BEERENS durch die Beobachtung bewogen, daß auch bei Tracheotomie (also bei Ausschaltung der Möglichkeit eines Abschlusses des Larynx) der Druck in den hinteren Säcken beim Schluckpressen anstieg. Indes konnte ich feststellen, daß dies auch dann der Fall ist, wenn der interklavikuläre Sack durch ein Ventil mit der Außenluft in Verbindung steht. Dieser Versuch zeigt, daß die Druckzunahme in den abdominalen Säcken weder vom Larynx noch von der Syrinx allein abhängig ist; die wesentlichste Ursache dafür dürfte die verstärkte Tätigkeit der Exspirationsmuskeln sein. Immerhin dürfte es sich lohnen, das Zustandekommen des normalen Schluckpressens einmal näher zu untersuchen. Es scheint nicht ausgeschlossen, daß der Syrinx neben ihrer Rolle als Stimmbildner vielleicht eine noch allgemeinere Funktion als Hilfsapparat der Atmung zukommt.

Abb. 7. Die Ausmündung einer Taubenlunge in den abdominalen Sack. Querschnitt durch eine auf dem Rücken liegende Taube in Höhe des Ovars (links im Bild, rechts vorn die durchschnittene Niere). Nur die eine Hälfte dargestellt nach Entfernung des Darmes. Die große Öffnung rechts hinten ist der Eingang in den Mesobronchus, die anderen Öffnungen gehören den Saccobronchien an. Die Nische des abdominalen Sackes, in die die Lunge ausmündet, wird vornehmlich durch die überhängende Wandung des postthorakalen Sackes gebildet (in der Abbildung durch einen Haken zurückgezogen).

Bevor wir aus den soeben besprochenen Druckverhältnissen unsere Folgerungen ziehen, muß noch auf die topographischen Verhältnisse in der Übergangszone zwischen Lunge und abdominalen Luftsäcken hingewiesen werden. Nach der üblichen Vorstellung mündet der Mesobronchus

mit einer relativ großen Öffnung in den abdominalen Sack aus, um die herum sich die mehr oder minder engen Zugänge zu den Saccobronchien anordnen. In Wirklichkeit liegen bei den Tauben die Verhältnisse anders. Der Mesobronchus verengt sich, vom Vestibulum kaudalwärts ziehend, mehr und mehr und weist bei seiner Ausmündung in den Luftsack die engste Stelle auf. Nicht minder auffallend sind aber die Zugänge zu den Saccobronchien, von denen einige, wie die Abb. 7 zeigt, einen recht ansehnlichen Durchmesser haben. Dazu kommt, daß diese Saccobronchien nicht etwa in besonders enge Luftwege, sondern in ein Gebiet relativ weiter Röhren führen. Legt man nämlich durch die Taubenlunge einen Schnitt parallel zu den Furchen auf der Oberfläche, so erhält man folgendes überraschende Bild (Abb. 8). Die Lunge zerfällt in ihrer hinteren Hälfte in zwei Partien, einen medialen Teil mit den typischen Parabronchien, die schräg von oben nach unten ziehen und in einen lateralen Teil, in dem die Richtung der Röhren von vorn nach hinten bzw. von hinten nach vorn geht. Außerdem sind diese lateralen Röhren, wie das Bild zeigt, teilweise wesentlich weiter als die Parabronchien der medialen Seite.

Abb. 8. Vergrößerte Photographie eines 1 mm dicken Schnittes durch den hintersten Teil einer Taubenlunge; Schnittrichtung parallel zu den Furchen der Oberfläche. Der mediale (rechts im Bild) und der laterale Teil (links im Bild) der Lunge weisen ein Röhrensystem verschiedener Struktur und Verlaufsrichtung auf; links oben der quergeschnittene Hauptbronchus.

Es erscheint somit sehr wahrscheinlich, daß bei der Vervielfachung des Druckes und bei Zunahme der bei jedem Atemzug abgegebenen Gasmenge die Exspirationsluft nicht allein durch den Mesobronchus abströmt, sondern auch durch die Nebenöffnungen in die Saccobronchien eintritt. Das würde zu einer guten Durchlüftung der seitlichen Lungenpartien führen, die ja nicht dem Einfluß der Rippenbewegungen unterliegen. Unter allen Umständen müßte die Luft auf dem Rückstrom in die Lunge eintreten, wenn bei gleichzeitiger Zunahme des Druckes in den hinteren Säcken eine Stauung im Gebiete von Larynx oder Syrinx aufträte. Die

Exspirationsluft könnte dann nicht ungehindert abfließen. Die Luft wird in diesem Fall von rückwärts her nicht nur durch die Saccobronchien, sondern auch durch die Dorsobronchien, Laterobronchien, kurz auf allen Wegen in das Lungenparenchym eintreten, was sicherlich die Hämatose sehr begünstigt; diese Annahme BRANDES' hätte sich, wenn auch anders als der Autor dachte, und ohne Ventile, bewahrheitet.

Vos hat in seiner neuesten Arbeit (1937) die Möglichkeit bestritten, daß die Saccobronchien als Zufahrtswege der Luft in die Lunge dienen könnten. Er beruft sich dabei auf die Feststellung, daß den abdominalen Säcken der Pinguine solche Saccobronchien völlig mangeln. Solche Rückschlüsse von einer spezialisierten Art auf die Gesamtheit der Vogelatmung sind aber nicht überzeugend; mit dem gleichen Recht könnte man behaupten, daß die abdominalen Säcke bei den Vögeln überhaupt keine Rolle spielen, weil sie bei den Kolibris weitgehend rückgebildet sind. Vos spricht in seiner Arbeit ausdrücklich von der dürftigen Entwicklung der ganzen lateralen Lungenpartie bei Pinguinen. Möglicherweise hängt damit das Fehlen der Saccobronchien zusammen, die ja nach unserer Vorstellung vornehmlich die Durchlüftung der lateralen Lungenteile übernehmen.

Von besonderer Wichtigkeit scheint mir die Tatsache zu sein, daß der Eintritt der Druckerhöhungen ganz offenbar von der Wasserstoffionenkonzentration des Blutes abhängt. Es wurde bereits bemerkt, daß das Schluckpressen in einer besonders extremen Form auftritt, wenn das Versuchstier kohlensäurereiche Luft einatmet. Das legt den Gedanken nahe, daß möglicherweise die Blutgasänderungen während des Fluges direkt zu solchem Schluckpressen, also zu intensiverer Atmung, führen.

Die äußerst komplizierte Frage der Vogelatmung ist mit vorstehenden Ausführungen noch keineswegs gelöst, es tut sich im Gegenteil ein großes Arbeitsfeld auf. Vor allem wird es notwendig sein, vergleichende Untersuchungen bei verschiedenen Arten vorzunehmen, um die allgemeine Gültigkeit der Tatsachen und Erscheinungen festzustellen, die für die Tauben beschrieben wurden. Ich bin jedoch der Meinung, daß die hier gegebenen Grundlagen eine brauchbare Basis zum Verständnis der Vogelatmung abgeben werden.

Zusammenfassung.

Den Ausgangspunkt dieser Feststellungen bildeten einige bereits früher von mir veröffentlichte Ergebnisse der gasanalytischen Untersuchung des Luftsackinhaltes bei Tauben. Als Fortsetzung dieser Arbeiten wurde zunächst folgenden bisher unerklärbaren Tatsachen weiter nachgegangen: 1. dem auffallenden Gegensatz in der Zusammensetzung des Gasgemisches in einzelnen Luftsäcken bei Tauben und Enten und 2. der merkwürdigen Erscheinung, daß in den abdominalen Säcken der Tauben scheinbar regellos hohe und niedrige CO_2-Konzentrationen anzutreffen sind. Bei näherer Untersuchung stellte sich heraus, daß die Zusammensetzung des Gasgemisches in allen Luftsäcken in hohem Maße abhängig ist von der jeweiligen Ventilationsgröße der

Versuchstiere. Es gelang, verschiedene Methoden der experimentellen Erhöhung und Senkung der Ventilationsgröße auszuarbeiten, die es in das Belieben des Experimentators stellen, in den einzelnen Säcken seiner Versuchstiere hohe oder niedrige CO_2-Konzentrationen auftreten zu lassen. Die Auswertung solcher Experimente erlaubte, folgende Schlußfolgerungen über die Teilnahme der Luftsäcke an der Durchlüftung des Atemapparates bei der Haustaube zu ziehen.

In der Phase geringer Ventilation, also bei völliger Ruhe oder leichter Arbeit bzw. Erregung, enthalten alle Luftsäcke ein CO_2-reiches Gasgemenge. Ihre Beteiligung an der Beförderung der Atemluft ist sehr gering und der Eintritt sowie der Austritt der Respirationsluft aus dem Lungenparenchym wird im wesentlichen durch die passiven Bewegungen bewirkt, denen die Lunge bei jedem Atemzug rhythmisch unterliegt. Die bei erhöhter Ventilation in ihrer Amplitude vergrößerten Thoraxbewegungen wirken sich besonders auf die weit hinter dem Drehpunkt des Brustkorbes gelegenen abdominalen Säcke aus, die dann als Frischluftpumpen dienen und sich mit CO_2-armer Luft füllen. Nur bei extrem hoher Ventilation (z. B. beim Hacheln) tritt in alle Säcke Frischluft ein. Der CO_2-Gehalt der Luftsäcke befindet sich also in einem labilen Gleichgewichtszustand und die Höhe des jeweiligen CO_2-Spiegels hängt ab von der nach Maßgabe der physiologischen Ansprüche aufgenommenen Menge von Frischluft einerseits und bestimmten CO_2-anreichernden Faktoren andererseits (s. S. 568), wie sie sich aus der Lage der Luftsäcke im Körperinneren ergeben. Daß bei Tauben im Gegensatz zu Enten die postthorakalen Säcke stets CO_2-reiche Luft enthalten und daß bei der Ente im Gegensatz zur Taube die abdominalen Säcke stets ein CO_2-armes Gasgemenge aufweisen, kann aus den relativen Größenverhältnissen der einzelnen Luftsackpaare und aus dem verschiedenen Verhältnis zwischen Größe des schädlichen Raumes und Minutenvolumen bei den beiden Vogelarten zwanglos erklärt werden.

Zu der vielerörterten Frage nach dem Weg der Atemluft in der Vogellunge werden folgende Feststellungen getroffen. Die neuere Ansicht von Vos, die sich auf die Existenz einer Klappe zwischen Vestibulum und dem Mesobronchus beruft, ist unhaltbar. Mit dem hier gegebenen histologischen Nachweis, daß derartige Ventile überhaupt nicht vorhanden sind, entfallen auch die Vorstellungen des vergangenen Jahrzehnts, die sich an die Namen Portier, Brandes, Bethe und Dotterweich knüpfen. Auch die neueste Annahme Dotterweichs von der aerodynamischen Selbststeuerung der Atemluft ist nicht überzeugend, da diese Anschauung von einem starren Glasröhrenmodell abgeleitet ist, das durchaus nicht den natürlichen Gegebenheiten der Vogellunge entspricht. Mit völliger Sicherheit ist der Weg der Atemluft im Lungenparenchym nach unseren bisherigen Kenntnissen noch nicht festzulegen. Es ist noch kein Beweis dafür erbracht, daß eine grundsätzliche Trennung

von Luft zuführenden und Luft abführenden Bronchien vorhanden ist. Die verschiedenartige Anordnung des Parabronchiensystems in den lateralen und medialen Lungenpartien und die besonderen topographischen Verhältnisse am Übergang zwischen Lunge und hinteren Luftsäcken (S. 580) lassen es wahrscheinlich erscheinen, daß ein Rückstrom CO_2-armer Luft bei der Ausatmung, zumindest bei verstärkter Ausatmung, die Lunge und vornehmlich seitlichen Partien des Lungenparenchyms durchströmt. Eine besondere Rolle scheint bei dem Auftreten von Drucksteigerungen im Atemapparat dem sogenannten „Schluckpressen" zuzufallen, dessen Zustandekommen und dessen Auswirkung auf S. 578 ausführlich dargestellt ist.

Literatur.

Die Arbeiten vor 1924 sind bei **Scharnke** (1934) und bei **Baback** in Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 1, 2. Hälfte, S. 945, angeführt.

Beerens, J.: Contribution a l'étude de la respiration des oiseaux. Ann. de Physiol. 8, 839 (1932). — **Bethe, A.:** Atmung, Allgemeines und Vergleichendes. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 2, 1. 1925. — **Brandes, G.:** Beobachtungen und Reflexionen über die Vogelatmung. Pflügers Arch. **203**, 492 (1924). — **Buddenbrock, W. v.:** Grundriß der vergleichenden Physiologie, Bd. 2, S. 352. 1924. — **Dotterweich, H.:** Versuch über den Weg der Atemluft in der Vogellunge. Z. vergl. Physiol. **11**, 272 (1930). — Die Bahnhofstauben und die Frage nach dem Weg der Atemluft durch die Vogellunge. Zool. Anz. **90**, 259 (1930). — Ein weiterer Beitrag zur Atmungsphysiologie der Vögel. Z. vergl. Physiol. **18**, 805 (1933). — Die Atmung der Vögel. Z. vergl. Physiol. **23**, 744 (1936). — **Fraenkel, G.:** Der Atmungsmechanismus der Vögel während des Fliegens. Biol. Zbl. **54**, 96 (1934). — **Plantefol, A.** et **H. Scharnke:** Contribution a l'étude des Sacs aériens etc. Ann. de Physiol. **10**, 83 (1934). — **Portier, P.:** Sur le rôle physiologique des sacs aériens des oiseaux. C. r. Soc. Biol. Paris **113**, 33 (1928). — **Saalfeld, E. v.:** Untersuchungen über das Hacheln bei Tauben. Z. vergl. Physiol. **23**, 727 (1936). — **Scharnke, H.:** Die Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel. Erg. Biol. **10**, 177 (1934). — Die Zusammensetzung des Gasgemisches in den Luftsäcken der Tauben unter experimentellen Bedingungen. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. **1935**. — **Stanislaus, M.:** Die Kolibrilunge. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **33**, 261 (1937). — **Vos, H. J.:** Über den Weg der Atemluft in der Entenlunge. Z. vergl. Physiol. **21**, 552 (1934). — Über das Fehlen der rekurrenten Bronchien beim Pinguin und bei den Reptilien. Zool. Anz. **117**, 176. — **Walter, W. G.:** Beiträge zur Frage über den Weg der Atemluft in den Atmungsorganen der Vögel. Arch. neerl. Physiol. **19** (1934). — **Wastl, H.** u. **G. Leiner:** Beobachtungen über die Blutgase bei Vögeln I—III. Pflügers Arch. **227**, 367 (1931). — **Zimmer, K.:** Beiträge zur Mechanik der Atmung bei den Vögeln in Stand und Flug. Zoologica **1935**, H. 88.